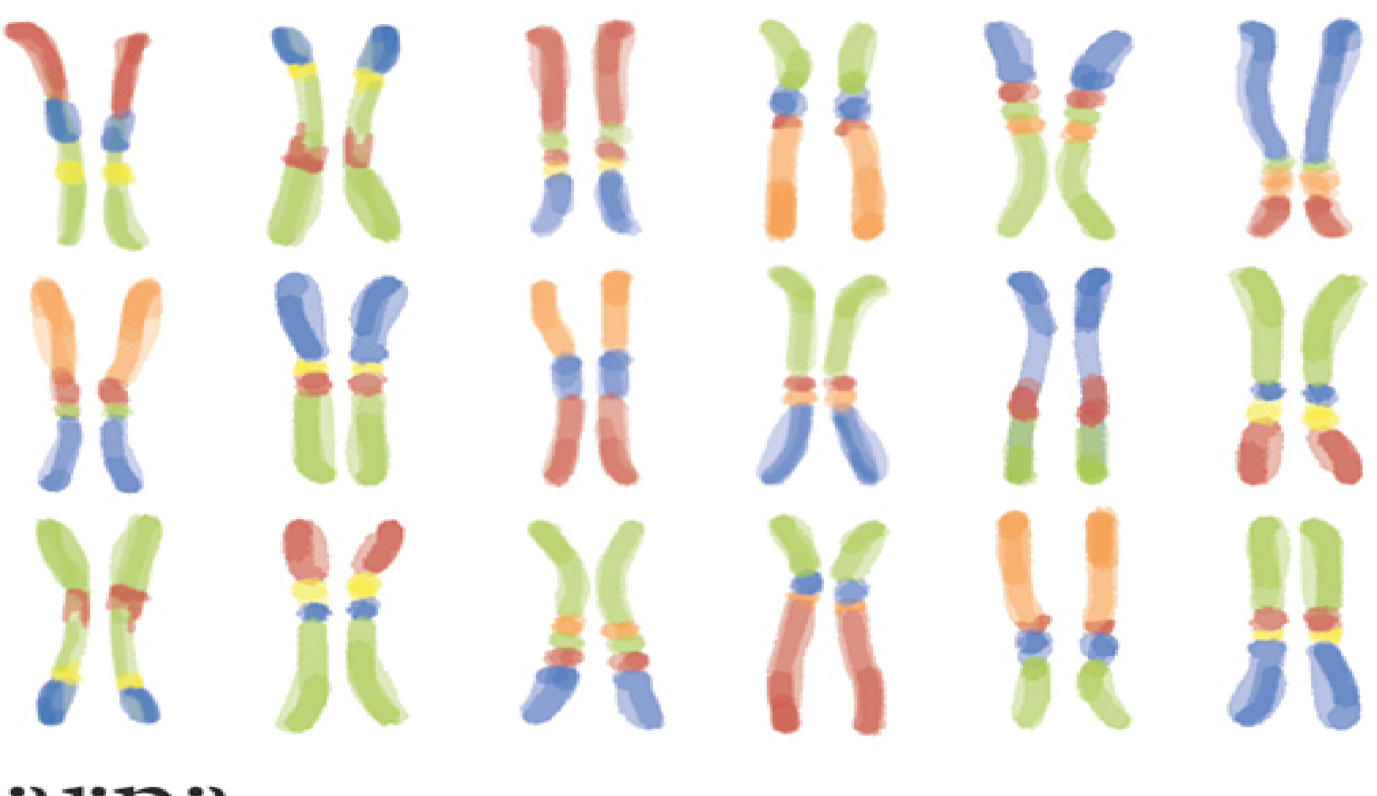
Kim Sterelny

Richard Dawkins *contra* Stephen Jay Gould

Dos visiones contrapuestas de la biología y la evolución. Una de las grandes batallas intelectuales de la ciencia contemporánea



arpa

RICHARD DAWKINS
CONTRA STEPHEN JAY GOULD

Título original: *Dawkins vs. Gould. Survival of the Fittest*

Primera edición: octubre de 2020

ISBN: 978-84-17623-78-4

Diseño de colección: Enric Jardí
Diseño de cubierta: Anna Juvé
Maquetación: Àngel Daniel
Producción del ebook: booqlab

Arpa
Manila, 65
08034 Barcelona
arpaeditores.com

Kim Sterelny

RICHARD DAWKINS *CONTRA* STEPHEN JAY GOULD

Edición actualizada y ampliada

Traducción de Pedro Pacheco González

arpa

SUMARIO

A Peter: amigo y colega

INTRODUCCIÓN
A LA EDICIÓN ESPAÑOLA DE 2020

En la década y media que ha pasado desde que escribí y luego revisé la versión original de *Richard Dawkins contra Stephen Jay Gould* , este último ha fallecido, y el trabajo de Dawkins se ha ido centrando cada vez más en su lucha contra la religión, especialmente contra sus versiones fundamentalistas. Se ha convertido en uno de los defensores más destacados y vehementes de los valores de la Ilustración y del valor y majestuosidad de la ciencia. Sin embargo, aunque ya no son protagonistas activos, durante estos últimos años, las cuestiones que dividieron a Dawkins y a Gould sobre la naturaleza de la evolución, y sobre la comprensión de las ciencias evolutivas, no han desaparecido. Más bien, han pasado a formar parte de un debate mayor, uno que sigue estando muy vivo hoy en día: si la formulación convencional de la teoría evolutiva, formulada por primera vez por Fisher, Wright y Haldane en el periodo entre guerras, y moldeada por Simpson, Stebbins, Dobzansky, Mayr y Hutchings en la década de 1950, necesita ser ampliada y revisada. ¿Está preparada la biología evolutiva para una síntesis evolutiva extendida? ¿La necesita?

Los debates de esta clase son siempre difíciles de valorar ya que nunca se ha dado por hecho que la formulación de la teoría evolutiva realizada durante la década de 1960 fuera definitiva. Pensemos en el trabajo de Hamilton sobre la eficacia evolutiva inclusiva y la selección por parentesco; el trabajo de Maynard Smith sobre la teoría evolutiva de juegos; el trabajo de Zahavi sobre las condiciones que posibilitan la señalización honesta a pesar de los conflictos derivados de los beneficios evolutivos; la revolución en la reconstrucción de la historia evolutiva y el uso de esa historia a la hora de probar rigurosamente las hipótesis evolutivas, un progreso hecho posible gracias a la combinación de métodos moleculares y la potencia de los equipos informáticos. Nadie considera que el resultado de todo ello sea una

síntesis extendida, a pesar de la innegable verdad de que estos avances constituyen colectivamente un adelanto importante en nuestra comprensión de la evolución. El trabajo del propio Dawkins sobre la selección génica y el fenotipo extendido modifica y amplía un modelo convencional de teoría evolutiva, pero, sin duda, no forma parte de aquellos que exigen una síntesis nueva o extendida. Además, no son únicamente una mejora de nuestro conocimiento. Implican un cambio de ideas. Vemos el árbol de la vida de forma muy diferente a como se veía hace cincuenta años, y el trabajo de Hamilton demostró que la cooperación podía evolucionar de nuevas e inesperadas maneras.

Analicemos pues, un par de temas destacados de estos debates. ¿Es la herencia tan «epigenética» como genética? Como primera aproximación, diremos que todas las células de los animales pluricelulares, exceptuando las sexuales, tienen el mismo conjunto de genes (eso es menos cierto en el caso de las plantas). Sin embargo, poseen una gran diversidad de tipos y comportamientos celulares. Hasta cierto punto, esta diversidad depende del hecho de que, en cada célula, están activados diferentes conjuntos de genes, mientras que otros están apagados, algunos de forma permanente, mediante etiquetas moleculares, llamadas marcadores «epigenéticos». Dentro de un organismo, está claro que este patrón de genes activados frente a genes apagados se hereda cuando la célula se divide. Las células hijas de una célula pulmonar serán células pulmonares. Podemos decir que existe una herencia epigenética si el patrón de etiquetas moleculares que permiten a los genes estar activos o inactivos, o que marcan un gen como procedente del padre o de la madre, se transmiten a través de las generaciones.

Tanto si existe herencia epigenética como si no, es un hecho empírico. Supongamos que existe. ¿Requiere eso de una ampliación importante de los modelos convencionales de evolución? Eso ya no es solo un hecho empírico. Eso depende de la importancia evolutiva de la herencia epigenética, lo que, a su vez, depende de alguna combinación de la fidelidad de la herencia epigenética; su estabilidad, la cantidad de generaciones durante las cuales persisten los patrones epigenéticos; el número y la propagación de linajes en los que la herencia epigenética

se puede encontrar; o el espacio de variación fenotípica que depende de la variación en los marcadores epigenéticos de los genes en lugar de la variación de los genes mismos. Incluso si supiéramos las respuestas a estas cuestiones, y está claro que no las conocemos, no existe un umbral objetivo a partir del cual la herencia epigenética cuente como una extensión de los modelos convencionales, en lugar de ser una simple contribución adicional a esos modelos.

Se puede aplicar más o menos lo mismo de otras supuestas adiciones al modelo convencional. Una parcela especialmente activa en la que se trabaja recientemente tiene que ver con la importancia y el estatus de los microbiomas. Cada vez está más claro que los macrobios —organismos pluricelulares grandes como nosotros— dependen a menudo de los servicios metabólicos o inmunológicos fundamentales que prestan las comunidades de microbios que viven en el interior de diversos órganos corporales. La importancia crucial de estas comunidades, y, quizás, la de las interacciones complementarias entre sus diferentes miembros, ha dado lugar a numerosas afirmaciones audaces sobre la individualidad biológica. Algunos piensan que esas comunidades microbianas deberían ser consideradas como individuos biológicos, en el mismo sentido que el macrobio es un individuo. Otros, en cambio, piensan que esos microbiomas juegan un papel tan fundamental en la vida de, por ejemplo, una vaca, que deberían ser considerados como una parte de esta. Sobre esta sugerencia, una vaca consiste en un sistema complejo coadaptado de células eucariotas que proceden de un óvulo de vaca fecundado junto a un conjunto mucho mayor de células procariotas con una plétora de diferentes orígenes bacterianos. Las vacas no están compuestas únicamente por células de vaca.

Una vez más, nos encontramos con toda una serie de dificultades para evaluar afirmaciones claramente empíricas, junto a interpretaciones fascinantes pero discutibles. No sabemos hasta qué punto están integradas las comunidades microbianas, o cuán cohesionadas o coadaptadas están. Aunque está claro que, en algunos casos importantes, los microbios desempeñan un papel fundamental en la vida de los macrobios, a menudo se desconoce si ese papel

depende de uno o de varios linajes clave de microbios, o si esos papeles los pueden interpretar múltiples ocupantes. Todavía queda mucho por aprender sobre las interacciones de los microbios entre sí y sobre las interacciones macrobio/microbio.

Si alguna de las afirmaciones más categóricas sobre coadaptación resulta ser cierta, eso sin duda tendrá *algunas* consecuencias en la forma en la que pensamos sobre la evolución. Las relaciones mutualistas entre linajes resultarán ser mucho más comunes que lo que se creía, y la cooperación dependerá menos de tener o no un destino evolutivo compartido. Según nuestra comprensión convencional, las células humanas de mi cuerpo deben cooperar porque los genes de esas células comparten un destino común: replicarse gracias al éxito reproductivo del organismo en su conjunto. No pueden ir por su cuenta. Las células cancerígenas no cooperan, pero son callejones sin salida evolutivos, excepto en unos pocos y horribles casos. Como veremos más tarde, David Haig ha demostrado que este destino común no es suficiente para garantizar la cooperación. Los genes procedentes de mi padre pueden fomentar la creación de copias de sí mismos en la siguiente generación ayudando a los parientes cercanos de mi padre; de forma parecida, los de mi madre pueden tener éxito ayudando a los parientes de mi madre. Los genes de mis células tienen intereses que se solapan, aunque no son idénticos. La investigación sobre el microbioma podría llegar a demostrar que el destino compartido no es necesario para la existencia de cooperación. El bioma de la vaca, o sus elementos, se puede replicar perfectamente con independencia de la vaca. Por lo que, dependiendo de las conclusiones a las que lleguen, la investigación del microbioma puede demostrar que la biología evolutiva de la cooperación es a la vez más compleja y menos restrictiva que lo que suponen los modelos convencionales. Ellen Clarke ha demostrado que, si valoramos apropiadamente la organización de las plantas, se llega a unas conclusiones parecidas. Están compuestas de partes complejas y coadaptadas, y, como ocurre con los animales, la unidad elemental es la célula. Pero, a menudo, las plantas no son clones de células genéticamente idénticas. Resumiendo. Si estas ideas sobre los

microbiomas resultan ser ciertas, habremos aprendido claramente algo importante. Pero no resulta obvio que eso nos obligue a repensar nuestras opiniones sobre la naturaleza de los organismos o sobre los individuos biológicos.

Probablemente sea cierto que no se ha realizado ningún descubrimiento que pueda demostrar la necesidad de una síntesis extendida. Es importante que aquellos que defienden la necesidad de una síntesis extendida presenten un conjunto de razones que demanden la revisión y la extensión, no solo una. Además, es muy importante para su argumentación que este conjunto esté interconectado. Los sospechosos habituales son, primero, la idea de que la herencia genética no es el único mecanismo de herencia intergeneracional. Las opiniones varían algo sobre la identidad de estos mecanismos. Además de la posibilidad epigenética de la que hemos hablado antes, otros posibles candidatos son la transmisión vertical de microorganismos simbiontes de las madres a su descendencia; la herencia ecológica de nichos modificados (por ejemplo, un nuevo territorio de cría en una isla), y uno menos controvertido, la herencia cultural, cuando la descendencia aprende habilidades de sus progenitores. Segundo, la idea de que los modelos convencionales niegan la biología del desarrollo, considerándola, en gran parte, irrelevante para la evolución. Suponen que, en general, los mecanismos que producen la variación seleccionable la producen abundante y uniformemente en los fenotipos actuales de la población. Si la selección favoreciera, por ejemplo, a un primate cuyas patas delanteras son un poco más largas que las traseras, esa variante existirá, o surgirá rápidamente, en la población, disponible para ser seleccionada. Los apóstoles de la biología evolutiva del desarrollo afirman que a menudo no es así. Algunas variaciones aparecen muy fácilmente, y otras casi nunca. Esto es importante: su hipótesis es que, en muchos linajes, la dirección de la evolución se ve influenciada por sesgos y restricciones en el suplemento de variación disponible para la selección. No puede existir una selección que favorezca a los monos con brazos largos y patas cortas, si tales monos aparecen muy poco en la población. De forma muy parecida, estos teóricos defienden que el

modelo convencional subestima el papel fundamental de la plasticidad fenotípica en el cambio evolutivo. Cuando los ambientes cambian, los organismos a menudo salen adelante inicialmente gracias a cambios morfológicos y de comportamiento que no están codificados genéticamente. Si el cambio persiste, estos cambios iniciales se arraigan, se ajustan o se desarrollan más gracias a cambios genéticos, pero, a menudo, el cambio genético aparece después y no antes en el proceso de cambio evolutivo.

Tercero, el modelo convencional es individualista. Por el contrario, los partidarios de su extensión sugieren a menudo que la selección actúa sobre muchos niveles de la organización biológica, no solo el de los organismos individuales. Las colmenas compiten entre sí, con diferentes niveles de éxito, y, por eso, con el paso del tiempo, las formas más exitosas de ser una colmena tienden a ser más comunes. Cuarto, los organismos estructuran de forma activa su propio entorno y, a menudo, el entorno de otros. Casi en su totalidad, los castores viven a salvo en sus estanques y castoreras, bien adaptados a su nicho. Pero aquellos estanques y castoreras son, en parte, la consecuencia de las actividades de los castores. Ellos y muchos otros organismos, construyen en parte sus nichos. Como consecuencia de ello, el encaje adaptativo entre los organismos y su entorno, que es tan importante en la idea que tiene Dawkins de la evolución (tal como veremos), se explica no solo por la respuesta seleccionada de un linaje a los retos ambientales preexistentes, sino también porque el organismo modifica activamente su entorno, haciendo que este encaje con sus necesidades, así como que encaje en su mundo. Finalmente, y de forma mucho más general, los defensores de una síntesis extendida suponen que, en los modelos convencionales, la evolución está, por defecto, impulsada por cascadas evolutivas directas. El ambiente cambia —por ejemplo, se vuelve más caliente y seco— y eso hace que la vegetación cambie. Se vuelve más fuerte, más escasa, más protegida física y químicamente. Eso hace que los animales herbívoros cambien: su número se reduce, y los que quedan deben adquirir especializaciones con las que enfrentarse a esas nuevas defensas. Como consecuencia de ello, el gremio de carnívoros cambia; el número de herbívoros ya no puede

sostener a los carnívoros superiores, y el gremio se vuelve más pequeño y menos diverso. Los partidarios de la extensión aceptan que algunas trayectorias evolutivas son el resultado de las cascadas evolutivas directas, pero afirman que el modelo por defecto debería ser interactivo. La vegetación influye en el suelo y en el clima, no solo responde a ellos. La vegetación está modelada por los ramoneadores y los animales de pasto, a la vez que los moldea a ellos, y lo mismo se puede decir de los herbívoros y aquellos que se lo comen. El cambio evolutivo está impulsado habitualmente por interacciones similares a una retroalimentación en lugar de por una causación directa.

En conjunto, si todo esto resultara ser cierto, conllevaría un cambio significativo en nuestra forma de ver la evolución, y un cambio que, implicaría, además de ampliaciones al modelo actual también revisiones. Los defensores del modelo convencional han respondido con una mezcla de escepticismo, minimización y asimilación. En general, dudan de que exista un caso empírico convincente sobre una herencia no genética que tenga efectos generalizados. Las pruebas se limitan o a unos pocos linajes (como en la evolución cultural) o a unas pocas generaciones (como en el caso mejor conocido de herencia epigenética). La investigación del microbioma vuelve a ser importante, si resulta que las asociaciones microbianas mutualistas son comunes, críticas y dependientes de la transmisión vertical de una inoculación de los microbios correctos de las madres a su descendencia. Igualmente, continúa existiendo mucho escepticismo respeto a la selección multinivel, con una serie de trabajos muy complejos y enormemente técnicos sobre la formación y la naturaleza de las colonias de insectos sociales, con su compleja cooperación y división del trabajo. Un mecanismo evolutivo que puede explicar la cooperación es la selección por parentesco. Un gen para la cooperación presente en Fulanito puede hacerse más común si Fulanito tiene muchos hijos, o si Fulanito ayuda a que sus parientes más cercanos tengan muchos hijos, ya que algunos de estos también portarán el gen para la cooperación que posee Fulanito. Las colonias de insectos sociales son unos de los mejores candidatos a superorganismos y, sin duda alguna, tienen una gran importancia ecológica. Por lo que la cuestión es si su

organización se puede explicar en términos individualistas de selección por parentesco, como antes en el caso de Fulanito, o si son realmente el resultado de una selección que actúa sobre un nivel superior de organización biológica, sobre la población de colonias, en lugar de simplemente actuar sobre los insectos individuales. Este debate no se ha resuelto, y es muy importante.

La respuesta en otros frentes ha sido la minimización y asimilación. No hay duda de que los modelos causales directos de cambio evolutivo son matemática y conceptualmente más sencillos. Así pues, hay que empezar con esos modelos, a menos que los hechos nos obliguen a pasar a otros más complejos. Cuando así sea, estos modelos más complejos pueden formar parte de puntos de vista convencionales; los modelos dependientes de la frecuencia y los de selección sexual se crean alrededor de la interacción y la retroalimentación, y estos llevan tiempo formando parte de la caja de herramientas de la teoría evolutiva. La misma respuesta se utiliza para explicar el sesgo de desarrollo y la construcción de nichos: se empieza con la asunción sencilla de que el aporte de variación es neutral, o que el ambiente es más o menos fijo en las escalas de tiempo en las que las poblaciones de organismos cambian. Luego se modifica esa suposición cuando hay que hacerlo, como en los casos sobre la relación entre la vegetación, el fuego y el clima en Australia.

Dije al principio que los temas de disputa entre Gould y Dawkins han sido incluidos en estas discusiones sobre una síntesis extendida, un debate que empezó cuando ambos estaban plenamente activos. Aunque eso es cierto, también lo es que ninguno encaja perfectamente en esos bandos. Es cierto que Dawkins siempre se ha mostrado escéptico respecto al hecho de que la evolución actúa en niveles superiores de organización biológica, e incluso, y es algo muy conocido, escéptico respecto a que actúe sobre los organismos en lugar de sobre los genes. Veremos por qué más adelante. Además, se muestra muy escéptico a la hora de interpretar hechos sobre el desarrollo que apoyen modelos no incrementales, modelos basados en saltos grandes de cambio evolutivo. Pero siempre ha aceptado la existencia de algunas formas de herencia no genética, aunque solo en

unos pocos linajes de animales. Además, su trabajo sobre el fenotipo extendido es sobre un caso especial de formación de nichos. En este trabajo, escribe sobre las diversas formas en las que los genes de un organismo fomentan su propia replicación a través de la manipulación de su entorno físico o biológico. Dice con claridad que la construcción de nichos es importante, aunque limitada a un rango muy específico de casos. Gould también es un caso bastante ambiguo. Nunca mostró interés en la herencia no genética. Era, sin embargo, partidario de la biología evolutiva del desarrollo desde el principio, afirmando que los cambios morfológicos más importantes suelen ser el resultado de un cambio en el ritmo del desarrollo de un proceso en relación al otro (los más conocidos son los cambios en la sincronización de la madurez sexual respecto al crecimiento corporal). Así pues, la variación en los genes que controlan la puesta en marcha de las cascadas del desarrollo sesga el aporte de variación, abriendo algunas vías evolutivas y cerrando otras. Es posible que la huella más grande que ha dejado Gould en el pensamiento moderno sobre evolución, más de quince años después de su fallecimiento, sea su contribución como padre paleobiológico de la biología evolutiva del desarrollo. Es cierto que también fue un persistente defensor de la selección en niveles superiores, pero, como veremos, lo que tenía en mente era la selección a nivel de especies, y esa es una idea que ha ido desapareciendo de la escena. Gould no tocó los temas que tienen que ver con la selección por parentesco y la eficacia biológica inclusiva, y de ahí que no entrara en los debates sobre la importancia evolutiva de las redes biológicas y los grupos dentro de una población; debates sobre si tan solo forman parte del ambiente en el que los individuos tienen éxito o fracasan, o si los grupos, al igual que los individuos, forman poblaciones darwinianas, en las que algunos grupos lo hacen mejor y otros peor.

Yo estoy más en la línea de aquellos que piensan que el modelo convencional necesita una ampliación, en vez de con sus críticos, aunque solo si la idea de una síntesis extendida es vista de una forma provisional y modesta. Desde la publicación de mi libro *Thought in a Hostile World* , la mayoría de mi trabajo ha versado sobre la evolución cognitiva y social del linaje humano, desarrollado en *The*

Evolved Apprentice y en *Culture and Cooperation in the Human Lineage* . Los humanos somos el emblema de la síntesis extendida. Está ampliamente aceptado que la herencia cultural y, por tanto, la evolución cultural, han jugado un papel fundamental en hacer de los humanos los grandes simios tan extraordinarios que somos. Además, uno de los efectos de nuestro penetrante aprendizaje cultural es que hace que los grupos definidos culturalmente sean más homogéneos internamente, compartiendo, a menudo, en gran parte conjuntos de normas, costumbres, formas de ganarse la vida, a la vez que hace que las diferencias entre grupos sean mucho más marcadas. Estas son las circunstancias en las que la selección de grupos puede ser importante, y muchos defienden que, como consecuencia, la transmisión cultural en los grupos humanos también hizo que la selección de grupo de las comunidades definidas culturalmente fuese importante. Por ejemplo, Sam Bowles y Herbert Gintis afirman que esta forma de selección explica nuestras peculiares formas de cooperación. Además, existe un vínculo esencial entre el poder del aprendizaje cultural en nuestras historias y la plasticidad de desarrollo individual. Para que el aprendizaje cultural sea tan importante, para que tenga el poder de remodelar el comportamiento humano de formas fundamentales, nuestro repertorio conductual debe gozar de plasticidad. No podríamos aprender tanto culturalmente si nuestro repertorio conductual estuviera, en gran medida, bajo control genético. Por lo tanto, los humanos son un ejemplo de una de las afirmaciones centrales de la biología evolutiva del desarrollo: la plasticidad del desarrollo, no solo la variación genética constante, es un recurso crítico para el cambio evolutivo. Además, los humanos somos el paradigma de los constructores de nichos. En el mundo contemporáneo, casi todos los humanos vivimos en ambientes que hemos construido en su mayor parte. Sin embargo, la vida en un ambiente construido es algo relativamente reciente, sobre todo es una hazaña del Holoceno, el cual empezó hace unos doce mil años. Pero empezamos a remodelar nuestro entorno hace mucho tiempo. El fuego, por ejemplo, lo cambia todo: la comida que nos podemos comer, la cantidad de tiempo utilizable; nuestras relaciones con

depredadores potenciales; los espacios físicos que podemos usar como refugios; los materiales con los que podemos trabajar. Aunque no sabemos cuándo empezaron los humanos a utilizar el fuego, sí que sabemos que no es algo reciente: hay una señal fiable de hace unos ochocientos mil años. Por último, todos estos aspectos de nuestra evolución interactúan, a menudo en ciclos de retroalimentación positiva. Un modelo de causalidad lineal de la evolución humana no nos serviría.

Está claro que necesitamos que los modelos convencionales se amplíen para que puedan lidiar con la evolución humana. Una respuesta razonable podría ser: ¿y qué? El nuestro es tan solo un linaje, una diminuta y reciente rama del árbol de la vida. Esa es una respuesta razonable. Nuestra imagen general sobre cómo funciona la evolución necesita actualizarse solo si factores como estos han jugado un papel generalizado a la hora de modelar el árbol de la vida, y un ejemplo, incluso aunque ese ejemplo seamos nosotros, no lo demuestra. Probablemente no dispongamos de las evidencias suficientes para asegurar que la herencia no genética juega ese papel generalizado. Está claro que los organismos modelan los fenotipos de su descendencia de muchas formas, no solo aportando una parte de sus genes. Las madres mamíferas alimentan y protegen a su descendencia, y eso modela sus fenotipos. Además, esa modelación suele dar como resultado un parecido entre los progenitores y su descendencia: las vacas bien alimentadas tendrán por regla general terneras bien alimentadas. Sin embargo, tal como discutiremos más adelante, Dawkins demuestra que hacer que tu descendencia se parezca a ti no es suficiente para que la alimentación cuente como forma de herencia. Supongamos que una ternera hereda su microbioma de su madre. Eso es combustible para la evolución solo si existe variación en ese microbioma, si hay diferencias en las poblaciones bacterianas presentes en dos vacas, se conservan en sus respectivas terneras y se transmiten fielmente a sus nietas y más allá. Si las terneras bisnietas de Daisy siguen teniendo el microbioma de Daisy, y las bisnietas de Dot siguen teniendo el suyo, entonces y solo entonces la heredabilidad de su microbioma es de la clase que importa

en la evolución. La variación genética es así, y permite que las pequeñas diferencias se conserven, amplifiquen e incorporen. El aprendizaje cultural de los humanos es, bastante a menudo, parecido a esto. No está clara, en modo alguno, la existencia de una heredabilidad del microbioma y casos parecidos, al menos en lo que respecta a un amplio rango de linajes. No hay un fundamento sólido para una síntesis extendida basada en la heredabilidad no genética, al menos hasta ahora.

La historia sobe la selección sobre niveles superiores es polémica pero prometedora. La evolución de nuevos niveles de organización biológica —células eucariotas, organismos pluricelulares, colonias sociales— está entre los sucesos más importantes de la historia de la vida. Como dijeron Maynard Smith y Szathmáry, en la evolución existen «transiciones principales». Los organismos pluricelulares descienden de organismos unicelulares, y los residentes de las colonias fueron organismos solitarios tiempo atrás. Por lo que, si la aparición de los organismos pluricelulares o colonias dependió de la selección sobre colectivos en lugar de solo sobre los componentes de esos colectivos, entonces la selección de alto nivel sí que fue importante. Eso sería así incluso si hubiera sido importante solo en casos extraños y en la mayoría de ambientes inusuales. Porque esos raros episodios habrían modelado el árbol de la vida en su conjunto.

Sin embargo, para mí, el caso más convincente que precisaría una modesta extensión de los modelos convencionales de la evolución tiene que ver con las consideraciones sobre el desarrollo y la construcción de nichos. Esta última está realmente generalizada. Los organismos siempre alteran su entorno. Es cierto que, a menudo, esas alteraciones son de poca importancia, efímeras, y son ignoradas con razón. A lo largo de muchos linajes esos impactos son importantes; las plantas transforman su propio ambiente gracias a sus efectos sobre los suelos, el fuego y por las distintas formas de filtrar y modificar el viento y la lluvia. Muchos animales crean madrigueras, nidos y otros refugios. Asimismo, prácticamente todos los organismos son plásticos en cuanto a su desarrollo; sus genes les restringen, pero no determinan por completo aspectos importantes de su morfología, fisiología o

comportamiento. Tienen que tener esta flexibilidad: los entornos nunca son completamente predecibles, por lo que casi todos los organismos deben tener mecanismos que les permitan desarrollarse apropiadamente como respuesta a las variaciones en sus entornos. Los modelos convencionales de la evolución no rechazan estos hechos. Pero no son fundamentales en su concepción de la evolución y del cambio evolutivo. Por lo que mi punto de vista respecto a la necesidad de una síntesis extendida es parecido al de Dawkins en su imagen del gen egoísta sobre la evolución. Tal como veremos, Dawkins no defiende que, estrictamente hablando, sea erróneo decir que la selección actúa sobre los organismos, favoreciendo a aquellos que están mejor adaptados a sus circunstancias locales. En cambio, dice que el punto de vista de la evolución centrado en el organismo hace que sea fácil pasar por alto fenómenos importantes que son obvios, si pensamos en la selección actuando sobre genes individuales, favoreciendo a algunos y penalizando a otros. Creo que lo mismo es cierto sobre una concepción extendida de la evolución. Es una perspectiva que hace que la construcción de nichos, la plasticidad de desarrollo y el sesgo de desarrollo sean obvios, y lógicamente importantes. Obliga a los teóricos evolutivos a realizar preguntas sobre el alcance y los límites de estos fenómenos. ¿Por qué algunos linajes muestran cantidades generalizadas de plasticidad fenotípica mientras que en otros, algunos íntimamente relacionados, están más restringidos? Los eucaliptos de nieve, por ejemplo, varían enormemente en su forma: muchos otros eucaliptos no. Podemos hacer estas preguntas desde los modelos convencionales de evolución, pero no estamos obligados a basarnos en ellos.

PRIMERA PARTE

EMPIEZA LA BATALLA

1

UN CHOQUE DE PERSPECTIVAS

La ciencia en general, y la biología en particular, ha sufrido su parte proporcional de peleas académicas. Durante las décadas de 1930 y 1940, los dos grandes biólogos británicos J. B. S. Haldane y R. A. Fisher protagonizaron una disputa tan intensa que a sus estudiantes (esto lo sé gracias a John Maynard Smith) apenas se les permitía hablar entre ellos. Pero su comportamiento era bastante civilizado en comparación con las famosas disputas en el campo de la sistemática biológica entre los cladistas —famosos por utilizar en la misma medida una terminología ininteligible y la crítica más dura— y sus oponentes. La mayoría de estas disputas se dirimían puertas adentro, debido, la mayoría de las veces, a que solo resultaban interesantes para sus participantes. Prácticamente nadie, excepto los adeptos a la sistemática biológica, está interesado en los principios gracias a los cuales decimos que *Drosophila subobscura* es un nombre de especie acertado. Pero, en ocasiones, esas confrontaciones se filtran al exterior. Richard Dawkins y Stephen Jay Gould tienen diferentes puntos de vista sobre la evolución, y tanto ellos como sus aliados se enzarzaron en una polémica y pública discusión, aunque, para uno de los bandos, el debate ha de ser continuado por otros. Gould falleció en 2002, poco después de que se publicara su descomunal libro *La estructura de la teoría de la evolución* .

A primera vista, el fondo de este intercambio dialéctico es un tanto desconcertante. Y es que Dawkins y Gould profesan la misma opinión en la mayoría de las cuestiones importantes. Están de acuerdo en que toda clase de vida, incluyendo la vida humana, ha evolucionado durante los últimos cuatro mil millones de años a partir de uno o varios antepasados, y que esos primeros seres vivos se parecían

seguramente a las actuales bacterias en la mayoría de sus aspectos fundamentales. Coinciden, asimismo, en que este proceso ha sido completamente natural; sin la intervención de ninguna mano divina ni de ningún intruso fantasmagórico que haya impulsado el proceso en un sentido u otro. También están de acuerdo en que el azar ha jugado un papel fundamental a la hora de determinar cuáles son los participantes en el teatro de la vida. Concretamente, no hay nada inevitable en la apariencia final de los humanos: la gran maquinaria de la evolución no tiene ningún fin o propósito. También coinciden en que la evolución y el cambio evolutivo no son simplemente una lotería. Y es que también juega un papel importante la selección natural. Dentro de cualquier población de seres vivos habrá variación. Algunas de esas variantes estarán ligeramente mejor equipadas para afrontar las condiciones imperantes en ese ambiente que las demás, por lo que tendrán más probabilidades de transmitir sus características distintivas a sus descendientes.

La selección natural fue uno de los grandes descubrimientos del *Origen de las especies* (1859) de Darwin. Si los organismos de una población son diferentes unos respecto a otros, si los miembros de esas poblaciones difieren en eficacia biológica, gracias a lo cual algunos tienen más probabilidades de contribuir a la siguiente generación de descendientes que los otros, y si resulta que esas diferencias pueden ser heredadas, la descendencia de los organismos más eficaces biológicamente compartirá esa característica especial y la población evolucionará mediante selección natural. Australia es conocida por sus serpientes venenosas y, de todas ellas, la taipán es la especie venenosa más conocida. Consideremos el mecanismo mediante el cual ha llegado a ser tan extraordinariamente letal. Si una población de taipanes difiere en la toxicidad de su veneno, si las serpientes más venenosas sobreviven y se reproducen mejor que las serpientes menos venenosas, las taipanes desarrollarán, con el transcurso del tiempo, un veneno más tóxico. Gould y Dawkins están de acuerdo en que capacidades tan complejas como la visión humana, la ecolocalización de los murciélagos o la habilidad de una serpiente para envenenar a su víctima evolucionan mediante selección natural. Y coinciden en que,

en términos humanos, la selección natural opera lentamente, a lo largo de muchas generaciones. Las generaciones de bacterias y de otros organismos unicelulares van pasando a una velocidad mucho mayor, y es por eso que la resistencia a determinados fármacos aparece más rápidamente que el descubrimiento de nuevas medicinas. Pero, en el caso de organismos de mayor tamaño y con una reproducción mucho más lenta, los cambios significativos tardan miles de años en producirse.

El cambio adaptativo depende de la selección acumulativa. Cada generación solo es ligeramente diferente a la anterior. Era una creencia generalizada que el ritmo al que se tenía que producir el cambio evolutivo tenía que ser muy lento porque la construcción coadaptada de los organismos restringe cuánto puede cambiar un órgano sin que se produzcan cambios correlacionados en los demás. El cambio tiene que ser gradual porque las partes de un organismo están ajustadas con delicadeza y precisión unas con otras, por lo que, casi por regla general, los cambios aleatorios son desastrosos. Añadir un cuerno a la cabeza de un caballo puede parecer a primera vista que le proporciona un arma defensiva útil, pero sin cambios en el cráneo y en el cuello que compensen la aparición de ese nuevo elemento (para poder soportar ese peso extra), no solo no le será útil, sino que le resultará perjudicial. En la actualidad, muchos piensan que el efecto de esta restricción se ha exagerado en demasía. Este razonamiento subestima la importancia de la plasticidad fenotípica. Los recursos del desarrollo que un organismo hereda no determinan su forma final. Es diferente si una persona nace en la costa o en una población de alta montaña; cerca del ecuador o de los polos. A medida que crecemos, nuestra fisiología nos adapta a nuestro entorno específico; un niño que crece en un clima cálido posee más glándulas sudoríparas que uno que ha nacido en un clima frío. Los niños bien alimentados y en buena forma física desarrollan una mayor masa muscular. Y también desarrollan huesos y sistemas circulatorios que dan apoyo a esos músculos. En cuanto al desarrollo, un sistema responde a las señales que proceden de los demás: se ajustan entre sí. En este sentido, somos animales típicos. Así, un caballo que porte un cambio genético en su equipación

tal vez no tenga que esperar a la aparición de nuevos genes para lograr tener músculos y huesos más fuertes. (El libro *The Plausibility of Life,* de Marc Kirschner y John Gerhart, es un espléndido relato de la plasticidad fenotípica y su importancia evolutiva.) Aun así, la capacidad de los sistemas de desarrollo de un organismo para lidiar con lo inesperado es limitada. Puede que, muy ocasionalmente, aparezca un cambio evolutivo grande en una única generación como resultado de una gran mutación. Por lo tanto, los grandes cambios en una sola etapa deben ser muy raros, y eso es algo en lo que Gould y Dawkins están de acuerdo. La historia habitual de una invención adaptativa consiste en una larga serie de pequeños cambios, no en series cortas de grandes cambios.

Aun así, y a pesar de estar de acuerdo en lo fundamental, Dawkins y Gould han discrepado acaloradamente sobre la naturaleza de la evolución. En dos artículos destacados aparecidos en la *New York Review of Books* , Gould escribió una crítica mordaz sobre*La peligrosa idea de Darwin* (1999), un trabajo del aliado intelectual de Dawkins, Daniel Dennett. En 1997, hubo un intercambio de opiniones nada elogiosas, aunque más atemperadas, en *Evolution* , publicación en la que intercambiaron análisis de los trabajos más recientes de ambos.

Dawkins y Gould representan tradiciones intelectuales diferentes en biología evolutiva. El supervisor de la tesis doctoral de Dawkins fue Niko Tinbergen, uno de los cofundadores de la etología. Esta rama de la biología intenta comprender el significado adaptativo de modelos de conducta particulares. Así, los antecedentes académicos de Dawkins le concienciaron con el problema de la adaptación, de cómo las conductas adaptativas evolucionan en un linaje y se desarrollan en un individuo. Gould, en cambio, es paleontólogo. Su mentor fue el brillante y notablemente irascible George Gaylord Simpson. El conflicto, si es que existe, entre las capacidades de un animal y las exigencias de su medio ambiente es menos obvio en los fósiles que en los animales vivos. Un fósil nos da menos información sobre el animal y su medio ambiente. Los paleobiólogos suelen ser historiadores de la vida; están entrenados para ver similitudes entre los organismos

fosilizados que les ayuden a comprender patrones que pongan de manifiesto la existencia de un linaje. Por lo tanto, es tentador suponer que la pasión reflejada en esos intercambios dialécticos refleja únicamente la competición por ser el centro de atención, magnificada por las diferentes perspectivas históricas y disciplinarias. Pero creo que eso sería un error, y mi objetivo en este libro es explicar el porqué. A pesar de los importantes temas en los que están de acuerdo, su conflicto yace en el hecho de que tienen dos puntos de vista muy diferentes sobre la biología evolutiva. Estas perspectivas opuestas persisten, a pesar del fallecimiento de uno de los ponentes, por lo que vale la pena revisitar estos temas en esta segunda edición a la luz de los recientes avances en biología evolutiva.

Para Richard Dawkins, cómo encaja un organismo en el ambiente —por su adaptabilidad o por estar diseñado adecuadamente— es el principal problema que debe explicar la biología evolutiva. Le llama mucho la atención el problema que Darwin resolvió en su libro *Orígenes* : en un mundo sin un ingeniero divino, ¿cómo pueden aparecer las complejas estructuras adaptativas? En su opinión, la selección natural es la única respuesta posible a esta cuestión. La selección natural es el único mecanismo natural que puede producir esas estructuras complejas coadaptadas, ya que son altamente improbables. Por lo tanto, la selección natural juega un papel especialmente importante en la explicación evolutiva.

Además, es aún más conocida su defensa de la idea de que la historia fundamental de la evolución es la historia de los linajes génicos. La biología molecular de los genes —los detalles químicos de su acción, interacción y reproducción— es increíblemente compleja. Pero, afortunadamente, Dawkins no se permite enredarse en esos detalles, y así podemos seguir su razonamiento. Argumenta que los agentes fundamentales en el teatro de la vida deben persistir durante largos periodos, *justamente porque* la invención de la adaptación requiere de una larga serie de pequeños cambios. Por consiguiente, los objetivos de la selección son aquellos linajes que persisten durante muchas generaciones, linajes en los que cada miembro de la cadena es idéntico o casi idéntico a su predecesor. Únicamente los linajes de

genes satisfacen esta condición. Los genes se replican: hay mecanismos que copian algunos de mis genes en el genoma de mi hija; y esos mismos mecanismos están capacitados para copiar los mismos genes generación tras generación. Por lo tanto, los genes forman linajes de copias idénticas. Estos linajes pueden tener una historia muy antigua. Tenemos genes que compartimos con levaduras y otros organismos unicelulares, organismos que han evolucionado de forma independiente durante miles de millones de años. Los organismos no forman linajes de copias idénticas, con la excepción de los organismos que utilizan la clonación. Reproducirse no es copiarse. Mi hija no es una copia mía. Un organismo es único y efímero, por lo que desaparece al final de su vida. Pero los genes de un organismo no tienen que desaparecer necesariamente. Si ese organismo, o un pariente que porte un conjunto similar de genes, se reproduce, persistirán copias de los genes de ese organismo. Y así puede ser durante muchas generaciones.

Además, la probabilidad de que un gen sea copiado no es independiente de las características de ese gen. Es cierto que algunos genes están *silenciados* , y da la impresión de que simplemente están de paso. Pero, a menudo, los genes influyen en sus propias perspectivas de replicación. Lo hacen de una forma más manifiesta mediante su influencia sobre las características de los organismos que los portan (el *fenotipo*). Por lo tanto, los genes influyen en sus posibilidades de ser copiados. Dawkins concibe la lucha fundamental de la evolución como una lucha de los genes de los linajes para ser replicados. Más aún, el éxito del linaje de un gen puede implicar el fracaso de otro. Los oponentes de Dawkins lo representan a menudo como un reduccionista loco, que piensa que en la evolución solo importan los genes. Esa no es su opinión. Los organismos son importantes, pero principalmente como un arma en la lucha entre linajes génicos. Los linajes génicos compiten habitualmente con otros linajes génicos formando alianzas. Alianzas rivales construyen organismos rivales. Los organismos exitosos replican los genes en la alianza que ha hecho posible su desarrollo. De este modo, los genes fabricantes de guacamayos que desarrollen individuos apropiados

para las circunstancias que rodean a dicha ave se harán más comunes con el paso del tiempo. La disputa entre dos guacamayos por un hueco seguro en el que anidar tiene una influencia en la evolución, determinando qué linajes de genes fabricantes de guacamayos estarán representados en la siguiente generación y en qué proporciones. La lucha ecológica entre organismos para poder sobrevivir y reproducirse se traduce en éxitos diferenciales de los genes que construyen los organismos.

En pocas palabras, para Dawkins, la historia de la vida es la historia de una guerra entre linajes de genes. Los hermosos mecanismos biológicos que vemos en tantos documentales de historia natural son los productos visibles de esa guerra. Son sus armas. Y es que las distintas alianzas de genes están enzarzadas en una perpetua carrera armamentista. En las carreras armamentistas humanas, las armas van mejorando con el paso del tiempo. Lo mismo ocurre con las armas biológicas, aunque esa mejora se ve interrumpida cada cierto tiempo por cambios impredecibles y catastróficos en el campo de batalla: episodios de extinciones en masa causantes de la desaparición de muchas especies. Estos cambios pueden estar provocados por la geología de la Tierra, a medida que los continentes se dividen, surgen las montañas, y los mares y las masas de hielo avanzan o retroceden. Y también pueden estar causados por fuerzas externas a la Tierra: por impactos o por cambios en el comportamiento del Sol. Pero en los intervalos que hay entre todos esos episodios, la selección es omnipresente y efectiva, cribando conjuntos de genes, construyendo mejoras adaptativas en los organismos que son sus *vehículos* , tal como señala Dawkins.

Gould ve el mundo viviente de manera muy diferente. La vida hoy en día es fabulosamente diversa. Pero muchas formas de vida que solían dominar sus ambientes ya no están presentes. Gould es un paleontólogo, y una gran parte de su vida profesional está relacionada con el concepto de extinción: desde la espectacular extinción de los dinosaurios, pterosaurios y de los grandes reptiles marinos, hasta la menos llamativa y, a pesar de eso, a los ojos de Gould mucho más fundamental, extinción de los peculiares invertebrados marinos hace

algo más de 500 millones de años. Los primeros animales pluricelulares presentes en el registro fósil vivieron desde hace unos 570 millones de años hasta el inicio del periodo cámbrico (hace unos 543 millones de años), para luego desaparecer. Los fósiles de esta llamada «fauna de Ediacara» consisten en restos de organismos en forma de hoja y de disco, y las interpretaciones que se extraen de ellos varían ampliamente; hay quien cree que se parecen más a líquenes que a animales. En el registro fósil del periodo cámbrico (después de la desaparición ediacárica) aparecen por primera vez ejemplares de los principales linajes modernos. Por entonces, los artrópodos (insectos, cangrejos y sus parientes) ya habían aparecido. También los bivalvos (ostras, almejas y similares) y los gasterópodos (caracoles y sus parientes). Del mismo modo había medusas y esponjas, aunque ambas habían aparecido un poco antes que el resto y también surgió toda una horda de clases diferentes de gusanos. Lo mismo ocurrió con los primeros cordados: nuestro grupo. Pero, al mismo tiempo, aparecieron muchos otros linajes que se extinguieron rápidamente. El Cámbrico finalizó hace 490 millones de años, y por entonces muchos linajes de animales extraños desparecieron para siempre.

A Dawkins, lo que le impresiona es el poder de la selección para construir adaptaciones. A Gould le atraen de igual forma los aspectos más conservadores de la historia de la vida. En sus aspectos más fundamentales, los linajes animales no parecen cambiar durante largos periodos de tiempo. Hay cientos de miles, puede que millones, de especies de escarabajos. Cada una de ellas está construida según el mismo plan básico. Varían en tamaño, color, ornamentación sexual y en muchos otros aspectos. Pero todos son reconocibles como escarabajos. Lo mismo se puede decir respecto al resto de los grandes linajes de la vida animal. La principal división del reino animal es la separación en diferentes *filos* . Hay treinta y pico: el número exacto sigue siendo discutido. De algunos no tenemos fósiles. James Valentine, en su espléndido libro *On the Origin of Phyla* , lista doce filos (todos ellos de animales pequeños y de cuerpo blando) que no aparecen en el registro fósil. Pero todos aquellos de los que tenemos registros fósiles decentes aparecieron temprano. Además, tal como

veremos en el capítulo 10, hay pruebas indirectas de que los filos sin presencia en el registro fósil también son antiguos. Eso lleva a Gould a pensar que las principales formas de construir un animal aparecieron aproximadamente al mismo tiempo y que ninguna organización corporal fundamental nueva ha aparecido desde entonces. Ciertamente, la evolución no se ha detenido a la hora de crear nuevas adaptaciones, pero, si Gould tiene razón, sí que da la impresión de haberse detenido a la hora de inventar nuevos filos de animales. Gould considera que este es el hecho más relevante que debe explicar la teoría evolutiva.

Más aún, Gould tiene una concepción diferente del mecanismo de la evolución. Difiere de la de Dawkins en tres aspectos importantes. El azar es más importante que los genes. Las fluctuaciones cambiantes de la presencia de los linajes génicos en el registro fósil muestran los éxitos y fracasos de estos, pero no son su causa. La selección es, relativamente, menos poderosa, ya que necesita un buen aporte de variación: solo puede actuar para magnificar y esculpir las variaciones que se encuentran en la población, y Gould cree que el aporte de variantes es limitado. Empecemos con el azar. Es importante porque las extinciones en masa son influyentes. En las épocas de extinciones en masa desaparecen muchas especies y el paisaje biológico se altera en aspectos fundamentales, a menudo creando oportunidades impredecibles para los afortunados supervivientes. Los supervivientes son afortunados porque sobrevivir, según la opinión de Gould, depende más de la suerte que de la eficacia biológica. Gould le da menos importancia a la selección que Dawkins. Es más, tiene una opinión diferente en lo que respecta al funcionamiento de la selección. Es muy escéptico en lo concerniente a la selección génica, ya que duda de que los genes tengan por regla general un efecto lo suficientemente consistente sobre la eficacia biológica de sus portadores como para que la teoría de Dawkins tenga sentido. El efecto de un gen en particular sobre un cuerpo depende del resto de los genes de ese cuerpo y de muchas características del ambiente en el que se desarrolla el organismo. Por lo tanto, Gould cree que cuando la selección actúa, lo hace sobre los organismos individuales.

Estas diferencias en lo que respecta a la teoría evolutiva se agravan con distintas afirmaciones sobre temas científicos en sus diversas obras. Tal como demuestran *Destejiendo el arco iris* y *El capellán del diablo* , Dawkins es un entusiasta seguidor de la Ilustración. Deberíamos aceptar la descripción que hace la ciencia tanto de nosotros mismos como de nuestro mundo, porque es cierta (o es la aproximación más cercana a la verdad que podemos ofrecer), hermosa y completa. No deja nada sin explicar. Gould, al contrario, no cree que la ciencia sea completa. Las humanidades, la historia e incluso la religión nos ofrecen su visión de los valores humanos —sobre cómo deberíamos vivir—, independientemente de cualquier posible descubrimiento científico. Gould, a pesar de que nunca ha creído que la ciencia sea solo una perspectiva válida más sobre el mundo, ha escrito a menudo sobre las influencias sociales que afectan a las opiniones científicas. La ortodoxia científica *responde* a las evidencias objetivas que el mundo nos ofrece, pero, a menudo, de manera muy lenta, imperfecta y en cierta forma limitada por la ideología prevaleciente en ese momento. En resumen, Dawkins, y no Gould, ve la ciencia como la única abanderada de la iluminación y la racionalidad. Al igual que Gould, Dawkins acepta la distinción entre hechos y valores: la ciencia no nos puede decir lo que queremos. Pero nos puede decir lo que somos.

SEGUNDA PARTE

EL MUNDO DE DAWKINS

2

GENES Y LINAJES GéNICOS

El gen egoísta empieza con un mito sobre la creación. Dawkins nos pide que imaginemos un mundo primitivo, prebiótico, un mundo en el que los procesos físicos y bioquímicos crearon un caldo primigenio de recursos químicos y físicos. En este caldo no hay nada vivo, nada muere y nada evoluciona. Pero entonces, algo pasa. Se forma, por accidente, un *replicador* . Un replicador es una molécula (o cualquier otra estructura) que, en el ambiente propicio, actúa como modelo para ser copiado. Los replicadores activos tienen características que determinan sus posibilidades para ser copiados. Los replicadores eficientes son copiados a menudo, aunque sus probabilidades de éxito siempre dependerán igualmente del ambiente en el que se hallen. Un replicador que funcione con bastante éxito en un ambiente, puede, por ejemplo, ser demasiado inestable y, por consiguiente, tener pocas posibilidades en un caldo químico más caliente o en otro formado por compuestos diferentes.

La formación del primer replicador activo fue un acontecimiento que cambió el mundo. Se puede afirmar que hay algo nuevo bajo el sol, ya que introduce la selección natural y, por lo tanto, la evolución en este mundo. Ningún proceso de copiado es perfecto. Por ello, en alguna etapa del proceso, después de un número indeterminado de copias, las del primer replicador empiezan a ser diferentes unas de otras. Aparece una población de variantes. Dentro de la población de los diferentes replicadores, algunos tendrán mayores probabilidades de éxito que los demás. Estos serán los que tendrán una propensión más alta a ser copiados. Otros, en cambio, tendrán una propensión mucho menor; son menos estables o requieren un ingrediente que es menos común en el caldo. Eso crea las condiciones para que opere la

selección natural. Dado que los recursos no son infinitos, la replicación de un linaje tendrá consecuencias para los demás linajes. Y de este modo empieza a actuar la evolución dirigida por la selección:

Competición + variación + replicación = selección natural + evolución

Los replicadores que descienden del original son depurados por la selección natural: las variantes con características que facilitan la replicación se volverán más comunes; en cambio, las variantes con características que hacen que la replicación sea menos probable serán cada vez más escasas o, incluso, se extinguirán.

Existen claras diferencias entre el mundo en su primera etapa de evolución y el nuestro. Los genes de hoy en día están formados por ADN: más concretamente, son secuencias de cuatro bases nitrogenadas: *adenina* , *guanina* , *citosina* y *timina* (que se suelen abreviar como A, G, C y T) unidas a una columna vertebral de azúcar y fosfato. La función mejor conocida de los genes actuales es la codificación de proteínas. De hecho, cuando los biólogos hablan de genes (por ejemplo, cuando hablan del número de genes que porta un determinado organismo) lo que tienen en mente es la secuencia de bases que codifica para una proteína en particular. Esta especificación puede producirse gracias a un código prácticamente universal. Las secuencias de bases nitrogenadas se leen en grupos de tres, cada uno de los cuales especifica uno de los veinte aminoácidos (excepto los que especifican una señal de finalización). Por lo tanto, sucesiones largas de bases nitrogenadas especifican secuencias de aminoácidos, y dichas secuencias son las «estructuras primarias» de las proteínas. El proceso mediante el cual los genes producen proteínas es indirecto, requiere la participación de dos ARN intermediarios —conocidos como ARN mensajero y ARN de transferencia— y depende de una compleja maquinaria celular. Además, muchos genes son silenciosos: no codifican para proteínas, y, hasta hace muy poco, se creía que eran pasajeros inertes en los genomas de los organismos. Sin embargo, ahora se sabe que tales genes juegan a veces un papel en la regulación de la expresión de los genes que codifican proteínas, ayudándolos a activarse o desactivarse.

El resultado es que esos genes, y el sistema gen-proteína, son, en sí mismos, productos complejos de la evolución. Los primeros replicadores no eran, desde luego, secuencias de ADN. Tal vez fueran secuencias de ARN (en las que el *uracilo* reemplaza a la timina). El ARN no posee una única configuración geométrica estable como le ocurre al ADN: la famosa formación en doble hélice. Esto hace que el proceso de copiado del ARN sea más propenso a sufrir errores. Pero el hecho de que las moléculas de ARN puedan poseer diversas configuraciones físicas también hace posible que el ARN pueda ayudar químicamente a organizar su propia replicación. En la jerga química, el ARN, y no el ADN, es un potencial catalizador de su propio proceso de copiado. (Un catalizador es una molécula que posibilita una reacción química sin sufrir alteración alguna debida a esa misma reacción). Por lo que un «mundo de ARN» es un posible escenario para el inicio de la evolución, pero incluso este punto es muy controvertido.

Así que los primeros replicadores no fueron secuencias de ADN. No se organizaron en alianzas que construían organismos. Más aún, este era el mundo del llamado «Replicador Desnudo». En nuestro mundo, los genes se replican y el organismo interactúa con el medio ambiente tanto para proteger los genes que porta como para asegurarse los recursos necesarios para su copiado. Por lo tanto, los biólogos distinguen entre el *genotipo* de un organismo (el conjunto de genes que porta) y el *fenotipo* (su forma desarrollada, su fisiología y su conducta). Pero, en esta primera fase de la evolución, la misma entidad actúa tanto para asegurar los recursos como a modo de plantilla para su propio copiado. Existe una replicación y una interacción con el medio ambiente, pero no existe una especialización de funciones. En un mundo en el que no hay organismos para *vestir* a los replicadores —ningún vehículo que los transporte— la selección no actúa construyendo vehículos mejor adaptados. Más bien actuará seleccionando propiedades moleculares de los propios replicadores. Tal como dice Dawkins en su conocida frase, la selección operará produciendo variedades con un nivel más alto de «fidelidad, fecundidad y longevidad».

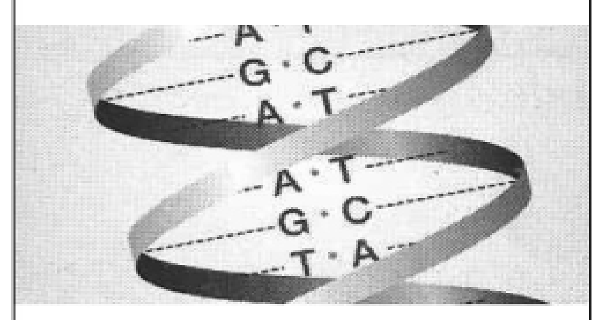
Existen diversas opiniones acerca de la idoneidad del mito de la creación de Dawkins, ya que, según algunos, la vida tuvo sus orígenes en una estructura protocelular que no poseía ninguna clase de química especializada que jugase un papel crucial en el proceso de replicación. Pero, si esa primera época evolutiva fuera tal como Dawkins la pinta, no hay ninguna duda de que, en *ese* ambiente concreto, los replicadores son las unidades de selección. Y es que no hay nada más que experimente ese cambio evolutivo. Tal vez los primeros replicadores no puedan considerarse seres vivos, pero, ciertamente, no hay nada en ese mundo que se parezca lo más mínimo a algo vivo. Geológicamente hablando, esta primera época donde empieza el proceso de la evolución no puede haber durado mucho tiempo. Poco después, la Tierra se volvió inhabitable, y aparecen en el registro fósil organismos parecidos a las bacterias. Estos fósiles se encontraron en rocas con una antigüedad aproximada de 3.500 millones de años en la región de Pilbara, en el oeste de Australia. Así pues, en el espacio de, como mucho, unos pocos cientos de millones de años, los replicadores primitivos tuvieron que combinarse en alianzas unidas físicamente y funcionalmente que formaron las primeras estructuras similares a una célula. También durante esta fase los genes construidos a partir de secuencias de ADN habían suplantado probablemente a los antiguos replicadores cuyo origen inició todo este proceso evolutivo. La vida (ya que las bacterias están indudablemente vivas) había pasado por entonces el umbral de organismo.

La «invención» del organismo, tal vez incluso la de las células más simples, cambió la naturaleza tanto de la evolución como de la selección. Había aparecido en escena la división del trabajo. Y es que la invención del organismo es la creación de un vehículo especializado para proteger a los replicadores y recoger los recursos que necesitan para hacer nuevas copias de ellos mismos. Algunos vehículos se adaptarán mejor a sus circunstancias que otros. Tendrán éxito *diferencialmente* . Este éxito ecológico diferencial de los vehículos causa la replicación diferencial de los replicadores que construyeron esos vehículos. Si las serpientes muy venenosas tienen más éxito ecológicamente que las variantes menos tóxicas de las mismas

especies, hará que los replicadores asociados a las variantes más venenosas se repliquen con más frecuencia. En el acervo génico de esa especie, los linajes de genes asociados con las variantes venenosas reemplazarán a los linajes asociados con las serpientes menos tóxicas.

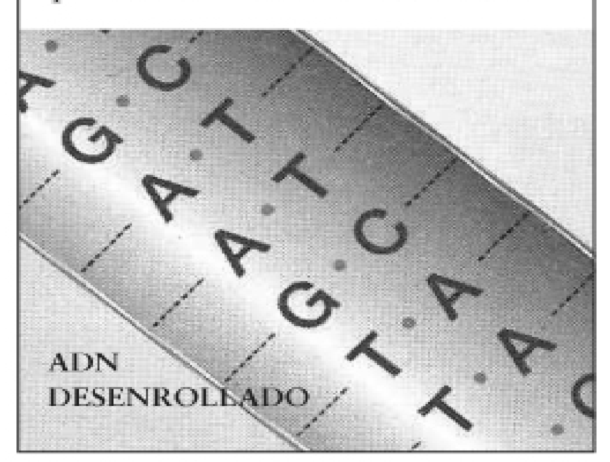
Así que, una vez cruzado el umbral de organismo, la selección natural actúa habitualmente de forma directa sobre los organismos y de forma indirecta sobre los replicadores. Es más, selecciona *equipos* de replicadores, todo el genoma que ha construido el vehículo, en lugar de replicadores individuales. La vida ha pasado a ser fundamentalmente cooperativa. Y es que, si un organismo muere, se destruyen todos los replicadores que hay en él. Si tiene éxito reproduciéndose, cada replicador presente en él comparte ese éxito; o, por lo menos, la misma oportunidad de compartir ese éxito. Los genes en un organismo dependen generalmente unos de otros; comparten un destino común. En resumen, el paso del umbral de organismo hizo que la cooperación fuera fundamental y, con ella, una división del trabajo entre función y sexo (más estrictamente, entre función y reproducción). Por otra parte, el efecto de un replicador en particular sobre el vehículo que lo transporta es sensible a su ambiente interno y externo. Los genes responsables de la fabricación del pene, por ejemplo, no construyen penes en los vehículos femeninos aunque no hay duda de que también están presentes en ellos. El cromosoma *Y* que poseen los mamíferos machos y del que carecen las hembras porta pocos genes funcionales. Todos los mamíferos machos heredan de su madre muchos genes que tienen que ver con sus características masculinas. Por lo tanto, el contexto de un gen puede generar grandes diferencias en lo que respecta a su función. Un gen que causa toxicidad en un contexto concreto puede que no tenga ninguna consecuencia en otro. Por lo tanto, todos están de acuerdo en que, en el mundo del Replicador Desnudo, si es que alguna vez existió un mundo así, los replicadores y los linajes de replicadores son la unidad de selección. Pero es posible que la invención del organismo cambiara la unidad de selección.

ADN, una doble espiral de cadenas de azúcar fosfato (su columna vertebral)

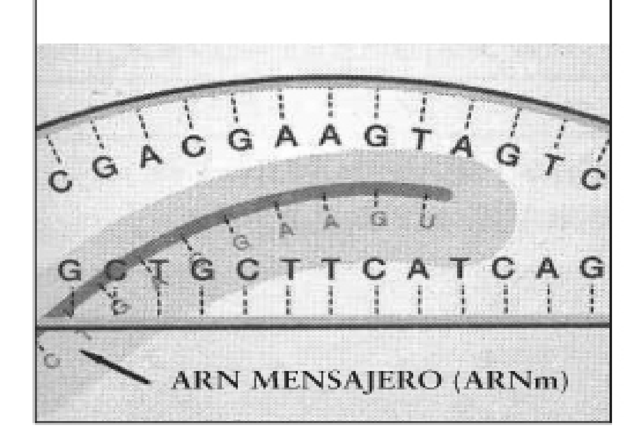


Unidos a través del eje por pares de bases complementarias (A con T y C con G)

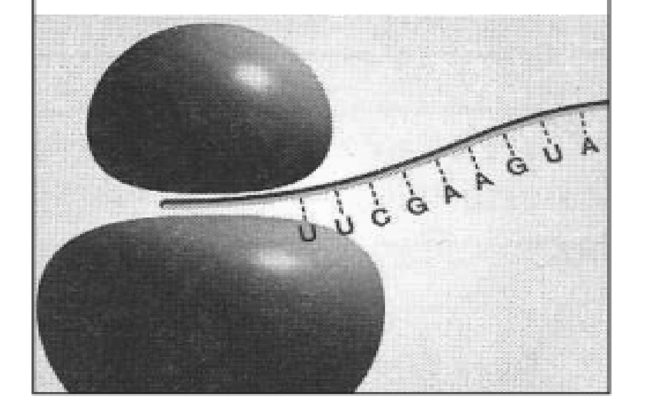
La información genética está codificada en el lenguaje compuesto por las cuatro letras de las bases.



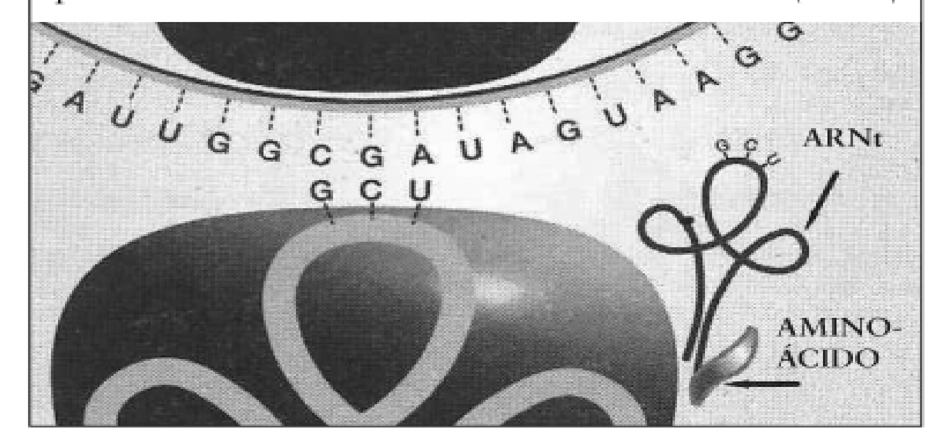
El código de una cadena se transcribe mediante una enzima produciendo una molécula complementaria.



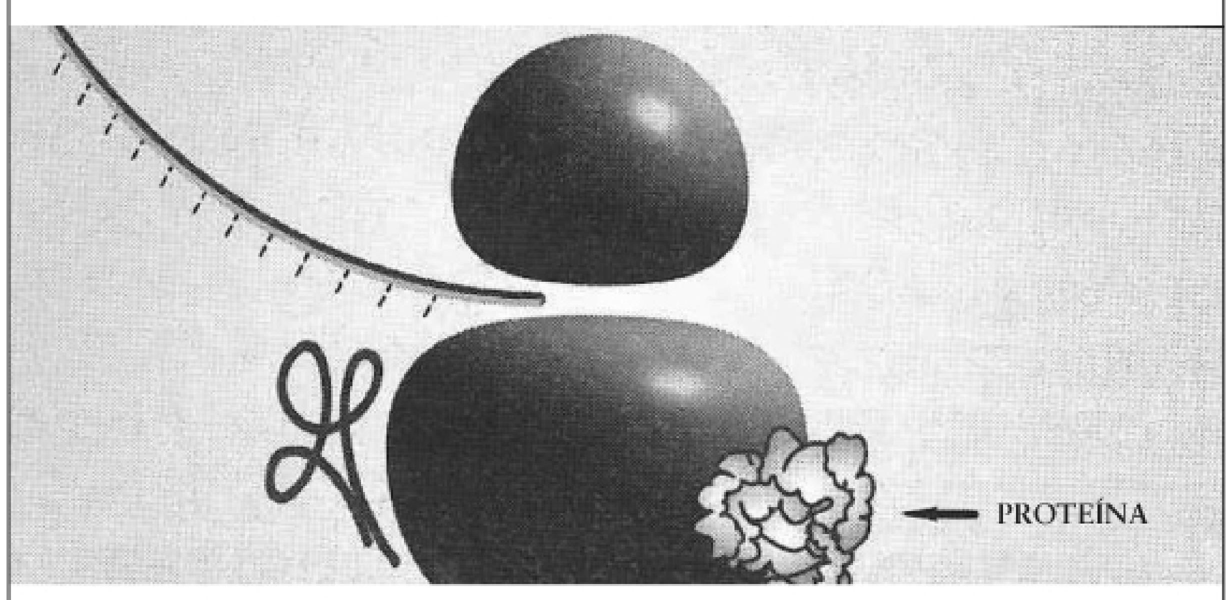
El ARNm se dirige a un ribosoma (una doble esfera compuesta por proteínas y ARN) para traducir su código y fabricar una proteína.



Cada triplete de bases del ARnm necesita un triplete complementario en la cabeza del ARN de transferencia (ARNt)



Cada ARNt lleva uno de los 20 aminoácidos al ribosoma
que lo separa del ARNt y los va ensamblando.



La creciente cadena de aminoácidos se retuerce
y se pliega en una proteína.

El ARNm se dirige a otros ribosomas y los demás elementos
se dispersan hasta que son necesarios de nuevo.

Figura 1. Los genes en una secuencia de ADN codifican proteínas específicas. (Fuente original: Steve Jones y Boris Van Loon, *Introducing Genetics* , Cambridge: Icon Books, 2005).

3

SELECCIÓN GÉNICA EN UN MUNDO DE ORGANISMOS

Incluso después de que la evolución cruce el umbral de organismo, Dawkins y, antes que él, G. C. Williams sostienen que el gen sigue siendo la unidad de selección, ya que, como vimos en el capítulo 1, la selección es acumulativa. En *El relojero ciego y Escalando el monte improbable,* Dawkins enfatiza las diferencias entre la selección de un solo paso y la selección acumulativa. En *El relojero ciego,* señala que, si se intenta generar la frase:

methinks it is like a weasel (creo que parece una comadreja)

tecleando al azar cadenas de caracteres de la longitud correcta, en un intento tras otro, aún seguiríamos tecleando al final de los tiempos. El mono nunca alcanza a teclear una sola frase de Shakespeare. La selección acumulativa transforma el problema. Digamos que hacemos diez intentos al azar y mantenemos el que más se ha acercado, aunque solo tenga un par de letras en el lugar correcto:

qwtxzu, ifsautysszyaffqyfnmhtb

Podemos entonces seguir a partir de este intento fallido más cercano al correcto, con algún error en el proceso de copia. Supongamos que cada cadena hija varía de su progenitor en una sola letra (un solo carácter). En ese caso, una de esas hijas probablemente tenga tres letras en su lugar correcto.

qwtxzuifsaut sszyaefqyfnmhtb

Podemos seguir la cadena de reproducción a partir de ese individuo de la misma manera. Dentro de un número manejable de

generaciones alcanzaremos «*methinks it is like a weasel* », aunque el número exacto de generaciones dependerá del azar y de la exactitud del proceso de copia. Este ejemplo no es, en absoluto, un modelo de selección *natural;* es más un ejemplo de selección *artificial.* Pero muestra la gran diferencia existente entre el poder o la capacidad de la selección de un solo paso y la selección acumulativa. En *Escalando el monte improbable,* Dawkins nos describe diversos modelos sobre la evolución del ojo de los vertebrados a partir de un pedazo de piel fotosensible, modelos que sugieren que es posible que esta transformación se produjera en unos pocos millones de años.

La evolución adaptativa requiere de la existencia de una selección acumulativa. A su vez, la selección acumulativa requiere persistencia. Los «proto-ojos» deben estar expuestos *repetidamente* al escrutinio de la selección, para así poder evolucionar hasta llegar a ser ojos eficientes. Ningún ojo como ese evolucionará si los proto-ojos de la generación 1.000 son significativamente diferentes de aquellos de la generación 999 o de la 1.001. La persistencia requiere de un proceso de copiado, ni los genes individuales ni los organismos individuales durarán mucho tiempo. Los genes se copian en las generaciones sucesivas, pero no los organismos. Por lo tanto, la unidad de selección debe ser un linaje de copias de genes. *Q.e.d* .

Bueno, no exactamente. En *The Nature of Selection,* Elliott Sober ha señalado que la persistencia no necesita involucrar el proceso de copiado. Para que evolucionen unos ojos eficientes, los ojos de la generación N+1 tienen que ser similares a los de la generación N. Así que el diseño de ojos debe persistir una generación tras otra para que pueda servir como base para mejoras posteriores. Pero ningún ojo de la generación N+ 1 es una copia de ningún ojo de la generación N. Cada ojo se construye desde cero a través de un complejo proceso de desarrollo. No cabe duda de que los genes juegan un papel completamente crucial en el desarrollo embriológico, pero no tiene lugar ningún proceso de copia de un ojo. El ADN actúa como una plantilla para su propio proceso de copiado. Y tal vez pase lo mismo con algunas estructuras celulares mientras una célula se divide en dos. Pero, no hay duda de que los ojos *no* actúan como plantillas para su

propia replicación. La heredabilidad (la similitud de los organismos a través de las generaciones) es esencial para la selección acumulativa. Pero la heredabilidad de la visión no implica el proceso de copia de los ojos por sí mismos. Sin embargo, tal vez implique el copiado del programa de fabricación de ojos.

Quizás, para que el diseño de los ojos persista generación tras generación, algo tenga que ser copiado. Una idea generalizada sugiere que, aunque los ojos no se copian, la información necesaria para crear tanto los ojos como el resto de la criatura está codificada en los genes. Esa información se copia y se utiliza. La idea de que los genes constituyen un programa o un almacén de información está ampliamente aceptada. Pero resulta sorprendentemente difícil demostrar que los genes y solo los genes pueden llevar la información sobre el desarrollo de un organismo. Se necesitan muchos recursos para construir un organismo. ¿Por qué pensar que solo algunos de ellos —los genes— definen cómo será un organismo?

Dawkins se toma este desafío muy en serio. Por supuesto, acepta que son necesarios muchos recursos para desarrollar un organismo. Un cigoto no es solo un paquete de genes; es, por derecho propio, un sistema bioquímico con una estructura compleja. Y el ambiente en el que este se halla también es importante: por ejemplo, en muchas especies de reptiles, el sexo del individuo depende de la temperatura de incubación. Pero Dawkins defiende que, aunque es posible que los responsables del desarrollo de un organismo no sean solo los genes, estos sí que son los únicos protagonistas a la hora de asegurar que la generación siguiente se parezca a la actual. Reúnen dos propiedades fundamentales que hacen que la evolución adaptativa sea posible. Primero, son *creadores de diferencias* . Los genes nunca son los responsables de los rasgos. Pero, por regla general, los genes hacen que estos sean diferentes entre un hospedador y otro. Las secuencias de ADN de una sección particular de un cromosoma de un organismo suelen existir en versiones diferentes; son las conocidas como alelos del mismo gen. Sustituyendo un alelo por otro en un cromosoma aparecerá una diferencia predecible en un rasgo. Habrá un cambio en la agudeza visual, en el color de los ojos, en la masa corporal o en el

nivel de agresividad intersexual. Estas diferencias posibilitan que los alelos alternativos sean visibles para la selección; el alelo que favorece una mejor agudeza visual puede prosperar a expensas de la versión para una menor agudeza visual.

Los genes son creadores de diferencias, pero no son los únicos que las causan. Entre las sucesivas generaciones se transmiten muchos recursos: desde ingredientes del citoplasma del óvulo hasta microorganismos simbióticos (muchos animales dependen de ellos para digerir el alimento y su aporte no depende del azar), además de la situación social y ecológica de los progenitores. La variación en estos recursos dará como resultado una variación en el fenotipo de la descendencia. Resulta bastante obvio que las diferencias en el cuidado parental crean una diferencia en las condiciones de la descendencia. Sin embargo, los genes no solo causan diferencias: son creadores de diferencias en las que las nuevas variaciones se conservan, por lo que decimos que satisfacen el conocido como *principio del replicador* . Satisfacer esta condición resulta esencial para la selección acumulativa. Comparemos una nueva variación genética ventajosa con, por ejemplo, una mejora aprendida en el cuidado de las crías, a medida que una hembra se vuelve más cuidadosa a la hora de asegurarse que sus crías estén mejor alimentadas. Ambas tienen consecuencias favorables en el fenotipo de la siguiente generación, pero la nueva capacidad de la hembra respecto al cuidado maternal desaparecerá cuando esta muera. Cuando las crías lleguen a ser madres, volverán a mostrar el fenotipo típico de la especie (a no ser que ocurra algo extraordinario). Solo la influencia genética pasa de una generación a otra, porque satisface la condición indispensable para ser un replicador: conserva los pequeños cambios. El gen mutante para el cuidado maternal pasará a sus descendientes haciéndolos también mutantes. De este modo, estarán disponibles para sufrir futuras mejoras, haciendo posible de este modo la selección acumulativa.

(Cambio en el Replicador)

G → G → G → G* → G* → G* → G* → G** → G** → G**

(Volviendo al tipo original)

Cuidado maternal → Cuidado maternal → Cuidado maternal → Cuidado maternal* → Cuidado maternal → Cuidado maternal → Cuidado maternal** → Cuidado maternal

Así pues, aunque los progenitores influyen en su descendencia en muchos aspectos, sus contribuciones genéticas a las características de sus hijos juegan un papel muy importante en la evolución: un papel que posibilita la conservación y acumulación de las pequeñas mejoras. Según esta línea de pensamiento, aunque no se copian los ojos, sí que se copian los genes que fabrican los ojos. Aquí, se retoma la batalla. Y es que Gould y sus aliados niegan la existencia de genes fabricantes de ojos. Todo el mundo está de acuerdo en que el cambio evolutivo está asociado con el cambio genético. Después de la Segunda Guerra Mundial, el virus de la mixomatosis se introdujo en Australia para controlar la plaga de conejos que asoló el país y, aunque eliminó un gran número de conejos, pronto evolucionaron conejos resistentes a la enfermedad. Cuando los conejos australianos desarrollaron su resistencia a la mixomatosis, el acervo génico de la población de conejos australianos cambió. Los cambios evolutivos que se producen en una población conllevan un cambio en el acervo de genes de la población que está evolucionando. Por lo tanto, está aceptado que el cambio evolutivo en una población está correlacionado con un cambio en el conjunto de genes de esa población. Pero la correlación no es lo mismo que la causalidad. El vuelo de las aves costeras migratorias a las zonas de reproducción de Siberia está *correlacionado* con el inicio de la temporada de *rugby* de Australasia. Pero ese vuelo migratorio no *causa* el inicio de la temporada de *rugby* . De forma parecida, Gould y otros rechazan la idea de que las características de los genes sean la explicación causal de los cambios evolutivos que se dan en una población.

El punto en cuestión es la relación entre los genes y las características de los organismos en los que habitan. Gould aceptaría la existencia de genes responsables de la fabricación de los ojos, y de la selección para dichos genes, si el gen fabricante de ojos causara invariablemente que el organismo que lo lleva desarrollara un tipo concreto de ojos. En otras palabras, para Gould, la selección génica

presupone algo parecido al *determinismo genético*. Tenemos que ser cuidadosos a la hora de hablar de determinismo genético, ya que nadie ha imaginado nunca que un gen pueda fabricar un ojo por sí mismo. Más bien, Gould y sus aliados piensan que Dawkins está comprometido con la idea de que existe una relación estable y sencilla entre un gen en particular y las características del organismo en el que está. De esta manera, volviendo a nuestro ejemplo de los conejos, si hubiera un gen especifico en los conejos que siempre, o casi siempre, produjera un conejo que fuera resistente a la mixomatosis, entonces podríamos decir que el gen es una unidad de selección y que se ha replicado con gran fuerza en Australia porque os hace resistentes a la mixomatosis. La selección mira a través de un rasgo fenotípico del conejo (resistencia a la enfermedad) para preservar y copiar el linaje del gen que es responsable de ese rasgo.

Algunos genes —esos que son *invariables*— tienen el mismo efecto sobre un organismo en prácticamente cualquier circunstancia. Pueden ser bastante comunes en las bacterias porque el desarrollo de la célula bacteriana es mucho más sencillo que el desarrollo de cualquier organismo pluricelular. Las bacterias obtienen un plásmido apropiado (un pequeño paquete de genes) de otras bacterias y esa adquisición hace que, de repente, las bacterias y todos sus descendientes sean resistentes a un antibiótico. En el caso de las bacterias, no aparecen los problemas asociados a la diferenciación (el paso de diferentes células a la etapa adulta y a una especialización). Pero, en los organismos pluricelulares, es muy excepcional encontrar una relación invariable entre un gen y el organismo en el que viaja. Cuando aparece una relación de ese tipo suele ser una mala noticia. Muchos genes con efectos invariables provocan enfermedades genéticas, son invariables porque hacen que algo salga realmente mal. Incluso entre los genes que causan enfermedades genéticas, la existencia de una relación sencilla entre un gen y su efecto sobre el organismo es más la excepción que la regla. La situación más común es que la mayoría de las características de los organismos sean el producto de la acción de más de un gen. La resistencia a la malaria en los humanos es un ejemplo que viene al caso: es una consecuencia de tener tanto el gen

que fabrica la hemoglobina estándar como una forma variante de ese gen, el llamado gen de las células falciformes. El efecto de cualquier gen en particular es, por lo general, variable y dependiente del contexto. De hecho, una persona con dos copias del gen de las células falciformes tendrá problemas y probablemente morirá por una anemia. Sin embargo, si tiene solo una copia de ese gen y una copia de la forma normal, estará bien de salud. La conclusión es que la relación entre los genes y los organismos es normalmente compleja e indirecta. No existe una simple conexión entre los genes *y* los rasgos. Ningún gen produce un rasgo; muy pocos genes están invariablemente conectados con un rasgo específico. Esto se ve claramente en las diferencias existentes entre las diferentes clases de células de nuestro cuerpo. Nuestras células hepáticas son muy diferentes de nuestras neuronas, tanto en su estructura como en su función. Y, aun así, ambas portan los mismos genes. Estos hechos básicos están fuera de toda controversia. Sin embargo, los partidarios de la selección génica creen que Gould y sus aliados exageran su importancia. La opinión de Dawkins requiere que los genes tengan *poder fenotípico* .

Influyen en su ambiente de maneras que están relacionadas con su tendencia a ser replicados. Pero esa influencia puede depender y, de hecho, depende de su ambiente genético, celular y ecológico. La capacidad de los genes para crear diferencias puede depender del contexto, siempre y cuando estos contextos vayan asociados a los mismos genes, generación tras generación. De esta manera, en *El fenotipo extendido* , Dawkins señala que hay «genes para leer». Por supuesto, ningún gen hace que su portador lea, pase lo que pase. Pero un gen tiene poder fenotípico sobre el hecho de leer, ya que, si es sustituido por alguno de sus rivales para la misma posición en los cromosomas humanos, el individuo resultante tiene una *mayor posibilidad* de estar capacitado para leer. La selección génica requiere ese grado de consistencia en el efecto fenotípico del gen. Pero no requiere nada más: Dawkins, Williams y otros partidarios de la selección génica no están comprometidos con la idea del determinismo genético o algo que se le parezca.

Llegados hasta aquí, parémonos un momento a pensar. La selección acumulativa es fundamental para la evolución. Pero eso no demuestra por sí solo que los agentes fundamentales en la evolución sean los linajes génicos, y los escépticos tienen razón al señalar ese detalle. Pero, de igual manera, Dawkins tiene razón al resistirse a llevar la cruz del determinismo genético sobre sus hombros. En el próximo capítulo veremos cómo Dawkins intenta salir de este punto muerto.

4

FENOTIPOS EXTENDIDOS Y TRANSGRESORES

Una vez cruzado el umbral de organismo, cambia la forma en la que la selección actúa sobre los genes. Antes de cruzar ese umbral, y antes de que los genes se agruparan en equipos cooperantes, la evolución era una guerra de todos contra todos. Pero hace tres mil quinientos millones de años eso debió de cambiar. Los genes que en esa época fabricaron las cianobacterias no eran lobos solitarios. Las relaciones entre los linajes génicos ya habían alcanzado un equilibrio entre la competición y la cooperación. Y es que ningún gen puede construir, por sí mismo, un vehículo, ni siquiera uno tan simple como una bacteria. Así pues, si había que aprovechar las ventajas ofrecidas por la célula (servir de protección, ser una fábrica química y servir como recogida de recursos), los genes tuvieron que formar alianzas de complejos de genes. Algunos genes particulares de esos grupos tuvieron éxito gracias a que influyeron sobre características específicas de sus vehículos.

El éxito de un linaje de genes influye en el éxito o el fracaso de otros. Los linajes de los genes de los conejos de Australia compiten con los linajes de los genes de las ovejas, de los canguros y de los wombats. Los animales de pasto gozan de un espacio ecológico que es limitado y, por lo tanto, también lo está el espacio ecológico disponible para los genes. El éxito del linaje de genes que construye un conejo puede arruinar las posibilidades de los linajes génicos que producen las pulgas de los wombat. En un mundo interconectado y atestado, los éxitos de un linaje producirán ondas que se propagarán por muchos lugares del reservorio génico. Aunque los genes de las pulgas y los genes de los wombat no están irrevocablemente destinados a ser competidores. Bastante a menudo sus destinos son

independientes unos de otros. A veces, a lo largo del tiempo evolutivo, diferentes linajes génicos en diferentes organismos pueden convertirse en aliados. Muchos genes de hongos son aliados de genes de árboles debido a que hay muchas asociaciones de mutuo beneficio entre los hongos y los árboles. Tal como Bert Hölldobler y Edward O. Wilson muestran en su libro *Ants,* dichas asociaciones son muy comunes entre las hormigas y los árboles —muchos genes de las hormigas son aliados de genes de los árboles—. Esta dependencia puede llegar a ser absoluta. Las acacias de México, conocidas como cuernecillos, no pueden vivir sin sus hormigas aliadas, *Pseudomyrmex ferruginea* . Les proporcionan alimento (de dos formas) y un lugar en el que anidar. Ellas, a su vez, repelen a los animales herbívoros (especialmente insectos) y eliminan las vides y otras plantas que compiten con la acacia por los rayos solares y por la nutrición. De igual manera, genes que viajan juntos en los mismos organismos son aliados naturales, ya que tendrán éxito o fracasarán conjuntamente.

Hay un ejemplo en el que la competición es ineludible. Tal como vimos en el capítulo anterior, los diferentes *alelos* de un gen son las diferentes secuencias de ADN de una especie que se pueden encontrar en la misma localización dentro de un cromosoma. Estas diferentes versiones del mismo gen están destinadas a competir unas con otras, ya que, dentro de la misma población reproductiva, los alelos son rivales para localizaciones concretas en los cromosomas de esa población. El triunfo de un alelo significa la extinción para los demás. Las urracas australianas son aves que viven en familias extensas y que, en cuanto a la crianza, son cooperativos. Son famosas por defender sus nidos con vigor, incluso frente a las personas. La época de reproducción de la urraca es una época terrorífica para los ciclistas y para los niños. Si un tipo particularmente agresivo de urraca funda nuevas familias en una tasa mayor que las demás, causará una replicación diferencial del gen o genes responsables de esa agresividad incrementada. Las copias del gen de la agresividad aumentarán respecto a los alelos alternativos que compiten por el mismo lugar en los cromosomas de las urracas. Los alelos alternativos irán disminuyendo en la población, puede que incluso hasta llegar a

desaparecer. Sus linajes pasarán a ser más escasos. Así pues, la lucha entre genes rivales es llevada a cabo por organismos construidos colectivamente que influyen en su interacción con el ambiente y en su posterior replicación.

Este es el patrón habitual de la acción de un gen. Tanto Dawkins como sus oponentes pueden explicarnos una historia razonable al respecto. La historia de Dawkins tratará de genes y vehículos. En cambio, Gould, Sober y otros describirán la evolución de la agresividad de la urraca en términos de eficacia biológica de las urracas individuales. Pero este no es el único modo en el que los genes se abren camino hacia la siguiente generación. Algunos genes son solitarios. Los «genes transgresores» promueven su propia replicación a expensas de los otros genes del genoma del organismo. Los transgresores son relativamente poco comunes, pero no desconocidos (de hecho, parece ser que son mucho más comunes de lo que en principio se creía). Los distorsionadores de la proporción de sexos son un buen ejemplo. En la mayoría de las circunstancias, la selección favorece una proporción de sexos de 50/50 en los organismos individuales. Pero no todos los genes tienen las mismas probabilidades de ir a parar a ambos sexos por igual. La mayoría del material genético de animales complejos como los humanos está organizado en cromosomas. En nuestras células normales tenemos 46 cromosomas organizados en 23 pares. Estas células son *diploides*. Cada gen existe en ellas en dos versiones, una en cada cromosoma, cada uno de las cuales es un alelo. Estas versiones pueden ser idénticas, en cuyo caso los biólogos describen al organismo como *homocigótico* en ese locus. O pueden ser diferentes, en cuyo caso el organismo es *heterocigótico*. Cuando se forman las células sexuales (los *gametos),* este número se divide por la mitad. Cada par de cromosomas da lugar a un único cromosoma en el espermatozoide o en el *óvulo, cuyo material* genético procede de cada par de cromosomas parentales. Por eso nuestras células sexuales tienen 23 cromosomas. Son células *haploides* , a diferencia de las células normales que tienen 23 pares de cromosomas. Estas células haploides se forman por un proceso especial de división celular llamado *meiosis* .

En la mayoría de los casos, cuando una célula con 23 cromosomas se forma a partir de una con 46 cromosomas, cualquier gen en particular de la célula parental tiene un 50% de posibilidades de estar presente en el espermatozoide o en el óvulo. Pero no es así en todos los casos. Algunos genes solo pasan a la descendencia masculina: otros únicamente a la femenina. Los mamíferos como nosotros tienen un proceso de determinación del sexo que depende de la naturaleza de uno de los pares de cromosomas. Un óvulo fecundado es el resultado de la fusión de un espermatozoide y un óvulo. En nuestro caso, cada uno de ellos contribuye con 23 cromosomas, con lo que se construye una nueva célula diploide con 23 pares de cromosomas. Un cigoto fecundado con dos cromosomas *X* es hembra; uno fecundado con un par *XY* es macho. Así pues, la determinación del sexo en los mamíferos depende del macho: todos los gametos femeninos tienen un cromosoma *X* . Ningún gen del cromosoma *Y* acaba en una hembra. Por lo tanto, hay selección a nivel de gen para cualquier mutación en el cromosoma *Y* que haga que la proporción de sexos se decante por una mayoría de machos, incluso si esa mutación reduce la eficacia biológica del organismo en el que está. Los machos tienen un par de cromosomas *XY* que especifican el sexo, así que, cuando producen el esperma, fabrican esperma portador del cromosoma *X* (fabricantes de hijas) y esperma portador del cromosoma *Y* (fabricantes de machos). Imagine entonces, un gen mutante en el cromosoma *Y* que produzca un espermatozoide más veloz y que, por lo tanto, tendrá más posibilidades de alcanzar en primer lugar el óvulo que aún no está fecundado. Existirá una selección a nivel génico a favor de ese espermatozoide *Y-veloz* , incluso si los machos fueran menos eficaces biológicamente, siendo demasiado numerosos para tener más suerte encontrando pareja. Los genes tienen habitualmente más de un efecto sobre sus portadores. Así que el gen presente en ese cromosoma veloz *Y* puede tener efectos añadidos y desafortunados sobre el macho que lo porta. Pero puede haber selección a favor del gen del cromosoma *Y-veloz* incluso si esos machos con cromosoma *Y-veloz* son menos eficaces biológicamente que el resto de los machos.

Al parecer, en la naturaleza existe al menos un ejemplo de mi imaginario cromosoma *Y-veloz* (en un mosquito), pero los transgresores que decantan la proporción hacia las hembras son mucho más comunes. La contribución de la hembra es mayor y más compleja: su óvulo contiene algo más que el gameto femenino, contiene citoplasma. Esa mezcla compleja incluye un conjunto de genes extra. Así que, aunque la lógica evolutiva es la misma, hay muchas más formas mediante las cuales se puede subvertir la proporción de sexos. Como hemos dicho, el razonamiento básico es equiparable al del caso de los machos: un gen que pasa a toda la descendencia femenina y solo a ella, y que hace que el organismo tenga más probabilidades de dejar descendencia femenina, tendrá una mayor eficacia biológica que el resto de genes. Tenemos genes que solo son heredados a través de la línea materna. Y, aunque la gran mayoría de nuestro material genético está organizado en esos 46 cromosomas, no todo se encuentra allí. Las *mitocondrias* son estructuras generadoras de energía que existen fuera del núcleo de la célula y poseen su propio material genético. Normalmente, son heredadas por *línea materna* : nuestras mitocondrias son casi siempre heredadas de nuestras madres. El espermatozoide consiste en poco más que la cabeza que contiene el material genético y una cola (alimentada por solo unas pocas mitocondrias que luego serán descartadas), mientras que el óvulo es una célula completa, que cuenta con citoplasma, núcleo y muchas mitocondrias. Yo soy un varón y, consecuentemente, mis genes mitocondriales no tienen ninguna posibilidad de pasar a mis hijos. Por el contrario, los genes mitocondriales de mi pareja están presentes con toda seguridad en cualquiera de sus hijos. Tenemos una hija, pero si nuestra hija hubiera sido varón, los genes mitocondriales que le hubiera pasado mi pareja estarían en un callejón evolutivo sin salida. Por lo tanto, cualquier mutación en esos genes que hiciera que la portadora tuviera más posibilidades de producir hijas sería favorecida. Habría selección a favor de cualquier mutación mitocondrial que desplazara la proporción equitativa de sexos hacia el lado de las hembras, incluso si eso implicara consecuencias nocivas para la eficacia biológica individual. Ese tipo de genes se conocen en

las plantas. Hacen que plantas que normalmente son capaces tanto de producir polen como semillas, produzcan únicamente semillas (con su carga de mitocondrias).

Así que los distorsionadores de la proporción de sexos son un ejemplo de genes que no tienen la misma posibilidad del 50% de replicarse que si tienen los demás genes del organismo. Una segunda clase de genes transgresores son los genes «distorsionadores de la segregación». Cuando se forman los gametos en un organismo que se reproduce sexualmente, la dotación normal de los cromosomas se reduce a la mitad. Generalmente, cada alelo de cada cromosoma tiene el 50% de posibilidades de ser copiado en el gameto.

Los genes distorsionadores de la segregación desplazan esta lotería a su favor saboteando químicamente al alelo con el que están emparentados, con lo que mejoran sus posibilidades de pasar a los gametos. De ahí que el gen distorsionador de la segregación en un cromosoma sea más eficaz que el gen con el que está emparejado, su alelo, en el otro cromosoma del par. Pero, al incrementar su propia eficacia, los distorsionadores de la segregación hacen disminuir a menudo la eficacia biológica del organismo que los porta. Y es que los organismos con genes distorsionadores de la segregación coincidiendo uno frente a otro en su par cromosómico suelen ser estériles.

Existe una tercera clase de conflicto en el genoma que se manifiesta por el fenómeno conocido como impronta genética. Normalmente, los dos alelos de un locus activo contribuyen al fenotipo de la descendencia (hay excepciones: los genes recesivos son, a menudo, genes que han sido desactivados gracias a una mutación, por lo que el fenotipo recesivo distintivo es el resultado de la inactividad del gen). Pero, en algunos casos, se desactiva un alelo. Aunque ambos progenitores contribuyen al genoma de la descendencia, la contribución de uno de ellos es inerte. David Haig sugiere que es el resultado de los intereses evolutivos divergentes de los progenitores. Explica esta posibilidad recordando una anécdota de J. B. S. Haldane, un famoso y controvertido biólogo y miembro del triunvirato que creó la biología evolutiva moderna, fusionando el trabajo de Darwin con la genética moderna. Se dice que les contó a sus estudiantes en un pub

que sacrificaría su vida por tres hermanos. Si nos paramos a pensar en la base genética de ese altruismo, veremos que tiene sentido. Imagine que Haldane portaba un gen para ese altruismo discriminatorio, puede que por una nueva mutación producida en el genoma de su madre. Cada uno de sus hermanos tiene un 50% de posibilidades de portar el mismo gen y, de esta manera, sus tres hermanos tendrán, por promedio, 1,5 copias de este gen. Por lo que, si Haldane ha de decidir entre sobrevivir únicamente él y dejar morir a sus tres hermanos o morir y salvar a los tres, ese gen maximizará su representación en la siguiente generación si puede influir en Haldane para que elija la opción que implica que se sacrifique. Los demás genes de la alianza que construyeron a Haldane también se beneficiarán de la misma decisión porque también tienen copias en esos hermanos que sobrevivirán y pasarán a la siguiente generación. Treinta años después, William Hamilton redescubrió este punto de vista, trabajó en él y construyó una teoría sobre el comportamiento cooperativo entre parientes.

Haig se replantea el dilema de Haldane, pero pregunta si Haldane se sacrificaría por tres hermanastros: medio-hermanos con quienes comparte una madre, pero no un padre. En este caso, los genes de Haldane no estarán de acuerdo. Los alelos que proceden de la madre de Haldane se beneficiarían de su sacrificio. Por promedio, les irá mejor con el sacrificio de Haldane que con su supervivencia. Pero los genes procedentes del padre no desearán que Haldane se sacrifique. Desde su punto de vista, estos medio-hermanos de Haldane no son parientes. Un gen presente en Haldane puede promover su propia replicación de forma directa, maximizando las posibilidades de Haldane de tener hijos. La replicación directa no genera ningún conflicto de intereses. Los genes de Haldane comparten un destino común. Pero pueden promover su replicación de forma indirecta: ayudando a parientes que porten copias de esos genes. Tal como señala Haig, los intereses de la replicación indirecta no son los mismos para todos los genes presentes en el genoma. Los genes de Haldane que proceden de la madre no tienen los mismos parientes que los genes procedentes de su padre. Por lo tanto, sus intereses indirectos no

se benefician de un fenotipo común. Haig cree que la impronta genética procede de esta diferencia de intereses evolutivos. Los genes procedentes del padre y de la madre estarán de acuerdo en muchos aspectos que tienen que ver con el fenotipo del organismo. Pero no en todos. Y este desacuerdo implica a veces que un alelo desactive otro. El silenciamiento de genes es el resultado de una lucha por el control de los fenotipos de la descendencia.

En ocasiones, pues, hemos de pensar en el genoma de un organismo como una población de genes y no como un conjunto armonioso. Los genes de la población tendrán intereses superpuestos. Pero, al existir un conflicto, hay ganadores y perdedores. El éxito es diferencial. Mientras pensemos en los genes de un organismo como en una población que crea alianzas solo parcialmente, el punto de vista de Dawkins es muy convincente. Has-ta cierto punto, incluso los críticos de Dawkins aceptan este aspecto. Los transgresores son un caso indiscutible de selección génica. Gould, Sober, Lewontin y muchos otros son escépticos respecto a las opiniones generales de Dawkins, pero le dan la razón en este asunto. Pero los transgresores no son el único caso que encaja con la selección génica. En *El fenotipo extendido,* Dawkins argumenta que hay muchos ejemplos en los cuales los genes amplían su influencia sobre el mundo exterior del organismo para promover su propia replicación. Tienen efectos, y son visibles a los ojos de la selección a través de estos efectos. Pero no son ejercidos sobre el organismo en el que habita el gen. Los genes tienen «fenotipos extendidos». Los ejemplos más gráficos de los efectos fenotípicos extendidos son los que tienen que ver con los efectos de los genes parásitos en los cuerpos de los hospedadores. Hay muchos ejemplos surrealistas de la acción de esos genes. Los percebes parásitos del grupo *Rhizocephala* controlan el comportamiento de sus cangrejos hospedadores. Después de engancharse a su hospedador, se transforman en una etapa unicelular que se introduce escarbando en el cangrejo, crece y luego lo castra bioquímicamente y lo feminiza (si es un macho), y subvierte el comportamiento habitual de cuidado de las crías para que, de esta manera, ese comportamiento esté dirigido a cuidar los huevos del parásito. Elliott Sober y David Wilson describen

en *El comportamiento altruista: Evolución y psicología,* un nematodo parásito cerebral que se introduce escarbando en el cerebro de una hormiga, modificando su conducta de tal manera que logra que esta descanse sobre las hojas de la hierba esperando ser comida por alguna vaca. Esta actitud no es buena para las hormigas, pero sí que lo es para el parásito, ya que la vaca es el hospedador definitivo del nematodo parásito.

Las bacterias que se transmiten desde los progenitores a su descendencia suelen ser beneficiosas para sus hospedadores. Su eficacia biológica depende del éxito del hospedador, y muchos animales (por ejemplo, todas las termitas) dependen por completo de sus aliados bacterianos. Las termitas no pueden digerir su alimento sin sus pasajeros. Pero, aunque *Wolbachia* pasa del hospedador a su descendencia, este linaje bacteriano viaja en el óvulo, y no en el espermatozoide. Pasa de un hospedador infectado a su descendencia femenina. Es un ejemplo de la misma lógica que hay detrás de la distorsión de la proporción de sexos de las variantes mitocondriales de las plantas. Las mitocondrias se encuentran en estructuras especializadas presentes en el citoplasma celular; ahí es donde también vive *Wolbachia* , y esa es la razón por la que los machos infectados no pasan la infección a través de su esperma. Infecta a varias especies de invertebrados, y ha desarrollado muchas adaptaciones desconcertantes y perturbadoras para convertir a los hijos potenciales en hijas reales. En algunas especies de crustáceos, los machos infectados se convierten en hembras capaces de poner huevos. En *Hymenoptera* —los linajes de las abejas y avispas— los machos son genéticamente inusuales. Los huevos no fecundados se desarrollan como machos y, como consecuencia de ello, los machos solo poseen un único conjunto de genes. Son haploides. Las hembras infectadas doblan el número de cromosomas de estos huevos no fecundados, convirtiendo lo que iban a ser machos en hembras. En todos estos casos, las alteraciones producidas en el fenotipo del hospedador son debidas a los efectos adaptativos de los genes parásitos. Tanto *Wolbachia* como estos otros ejemplos de fenotipos extendidos portan genes creadores de

diferencias. Pero las diferencias que crean ocurren en los fenotipos de los hospedadores, no en los del parásito.

Un ejemplo menos cruel de fenotipo extendido es la construcción de los estuches que realizan las larvas de tricópteros. Estas larvas viven típicamente en el fondo de corrientes de agua, y van agregando y pegando toda una serie de detritos para construir una casa en la que vivir. Estas casas o estuches protegen al tricóptero de la misma forma en que una concha de almeja protege a su ocupante. Pero el estuche del tricóptero no es una parte de su cuerpo. No es una parte de su organismo. Las estructuras de este tipo pueden ser maravillosamente ingeniosas: el libro *The Extended Organism* de Scott Turner nos presenta algunos ejemplos impresionantes y sorprendentes. Puede que el más sorprendente de todos sea la cámara de aire construida con seda de las arañas del género *Argyroneta* . Estas arañas tejen una bolsa o cámara de aire, la colocan unida a una planta subacuática, y la utilizan como puesto de caza submarina. Pero los montículos de las termitas son el ejemplo preferido de Turner: nos enseña cómo estas construcciones están creadas de tal forma que explotan el poder del viento para conducir el oxígeno hacia el interior del nido y cómo ayudan a expulsar el dióxido de carbono. Algunas especies de termitas viven en colonias de entre uno y dos millones, además de sus jardines de hongos, así que utilizan una buena cantidad de oxígeno y producen una gran cantidad de dióxido de carbono. Necesitan que el intercambio de gases con el ambiente sea eficiente. Y lo es ya que además de protegerlas, sus montículos actúan como si fueran pulmones.

Los genes manipuladores del parásito, los genes fabricantes de estuches de los tricópteros y los genes creadores de montículos de las termitas tienen efectos sobre los cuerpos en los que viajan. Hay muchos eslabones en la cadena causal que une la replicación de un gen con la siguiente, y la cadena empieza en el cuerpo del parásito. El percebe produce señales químicas que subvierten la conducta normal del hospedador. El gen que lo logra, dirige la producción de estas sustancias químicas. Pero el *efecto adaptativo* del gen del parásito es el efecto causado en la conducta del hospedador. Suponga que

preguntáramos: ¿por qué existen estos genes en el genoma de todos los percebes de la especie? Contestaríamos describiendo la feminización del cangrejo. Para la mayoría de los genes, el camino hacia el futuro es a través de sus efectos sobre el organismo que ellos ayudan a construir. Si el gen contribuye a hacer un organismo especialmente bien adaptado, y si lo hace en la mayoría de los contextos en los que el gen se encuentra, se replicará con frecuencia. Si habitualmente hace disminuir la aptitud de su portador, su frecuencia descenderá. En este caso fundamental, la concepción de Dawkins de la evolución como una lucha entre linajes génicos, y la opinión de Gould de que la selección actúa sobre los organismos individuales, son más o menos equivalentes. Sin embargo, aunque este es el caso más común, no es el único. Los genes tienen otras dos estrategias de replicación. Algunos genes son transgresores que se replican a expensas de otros en el mismo genoma. Sus efectos, que consisten en aumentar su replicación, no son efectos sobre los organismos en los que cabalgan. Los genes de los *Y-veloces* tienen efectos sobre los machos *Y-veloces* : hacen que encontrar pareja sea más difícil para tales machos. Pero ese no es el efecto que explica por qué los genes *Y-veloces* se propagarán por la población. La adaptabilidad de un gen *Y-veloz* depende de su efecto local sobre el gameto que lo transporta.

Los genes del fenotipo extendido no son genes transgresores. El gen del percebe que feminiza al cangrejo amplía las posibilidades de cada gen del genoma del percebe. Pero adapta el ambiente del percebe, más que al percebe en sí mismo. Su efecto adaptativo está fuera del cuerpo en el que habita. Los genes transgresores y los genes del fenotipo extendido no se pueden incorporar fácilmente a una versión de la evolución en la que la selección actúa sobre los organismos individuales. Aquí la idea de Dawkins acerca de la evolución parece mejor que la de Gould. Un caso especial de efectos fenotípicos extendidos es el referente al comportamiento social; el comportamiento de grupos de animales. Ahora vamos con ello.

5

EGOÍSMO Y SELECCIÓN

El libro más famoso de Dawkins, *El gen egoísta,* es una respuesta a un problema evolutivo acuciante. ¿Cómo ha podido evolucionar la cooperación? La cooperación es algo común en el reino animal. Muchos animales cooperan entre ellos para defenderse de los depredadores. Los bueyes almizclados se defienden físicamente como grupo. Muchas especies de arrendajos y de cuervos «acosan» a los halcones, búhos y otras aves peligrosas. Mucho menos espectaculares, pero más comunes, son los avisos que muchos animales se dan para alertar del peligro utilizando diferentes llamadas. Un buen número de carnívoros (lobos, licaones, chimpancés, leones y al menos una especie de halcones) cazan cooperativamente y comparten sus presas cazadas. Las leonas toleran amamantar a las crías de la manada. Los murciélagos vampiros que no han podido encontrar sangre la piden con éxito a los demás murciélagos en la madriguera. Muchas especies de pájaros crían cooperativamente (los padres tienen «ayudantes en el cuidado del nido»), y contribuyen tanto a la defensa del nido como a la alimentación de los polluelos. Por ejemplo, las chovas de alas blancas solo pueden criar con colaboradores. Una pareja no podría por sí misma tener éxito en la crianza de su descendencia.

Así que la cooperación no es, en absoluto, un fenómeno raro. Pero todavía plantea un misterio conocido también en la sociedad humana, y es que la cooperación parece ser *altruista* , si no en su motivación, sí en sus efectos. Es cierto que *todos* están mejor si *todos* cooperan. Todos en la tribu están más a salvo si todos luchan con bravura defendiéndola. Pero yo estaré aún mejor si me retiro a un lugar seguro mientras *todos los demás* luchan con bravura. Este hecho es conocido como «la tentación de desertar». Tiene un paralelo evolutivo. Piense,

por ejemplo, en un cercopiteco verde que acaba de darse cuenta de la presencia de un águila. ¿No sería mucho mejor esconderse y quedarse quieto? Gritar puede atraer inoportunamente la atención del águila. Con el paso del tiempo esperaríamos que apareciera una selección que escogiera rasgos como el avisar a los demás de la cercanía de depredadores, el señalar la presencia de comida, la contribución a la defensa colectiva y el cuidado de la progenie de los demás.

Entonces, ¿qué puede explicar el altruismo? Parece que existen tres posibilidades. El altruismo podría ser involuntario. Los animales no están perfectamente adaptados a sus ambientes. Por ejemplo, ningún sistema de reconocimiento es siempre perfecto. Es inevitable algún margen de error. Así pues, puede que la leona tolere amamantar a cachorros de otras antes que rechazar a su propia progenie por error. El coste de tolerar un gorrón ocasional es mucho menor que rechazar a sus propias crías. Así que, si existe una posibilidad de error, la precaución es razonable, aunque la precaución la haga vulnerable a los gorrones. Esta posibilidad podría explicar algunos ejemplos, pero es difícil de entender cómo participa un animal en la defensa colectiva o avisa a los demás de la presencia de un depredador por error. Ninguna hipótesis del error puede explicar todos los ejemplos de altruismo.

Una segunda posibilidad es que la cooperación no sea altruista: aquellos que la ponen en práctica se benefician de cooperar con los demás. La idea aquí es explicar la aparición del altruismo. Esta posibilidad es un tema principal en los debates contemporáneos sobre esta materia. Bernd Heinrich en su obra *Ravens in Winter* analiza uno de esos casos. A Heinrich le desconcertaba enormemente el hecho de que cuando un cuervo individual encuentra un cadáver (una rica fuente de alimento) parece que advierte a los demás de su hallazgo en vez de intentar monopolizarlo. ¿Por qué un cuervo haría una cosa así? Resultó que los cuervos que llaman a los demás cuando ven grandes cadáveres no están actuado de forma altruista. Los cuervos adultos mantienen un territorio, mientras que los jóvenes no. Los cuervos que avisan a los demás cuando descubren un cadáver no tienen territorios propios. Estando solo ellos, serían expulsados por el dueño del

territorio y acabarían con nada o casi nada. Así que avisan a los demás, y al hacerlo reclutan a otros. Los reclutas colapsan la defensa del dueño del territorio. Los cuervos que avisan tendrán que compartir el festín con aquellos que acuden a su llamada, pero aun así tendrán alguna ganancia inesperada.

Siguiendo esta línea de pensamiento, los biólogos evolucionistas se han mostrado especialmente interesados en dos ideas. Una es la idea de que la cooperación implica un intercambio de beneficios. Si dos o más animales pueden asegurarse algún recurso mediante la cooperación que no podrían asegurarse de manera individual, la selección individual podría fomentar la acción conjunta. Los depredadores sociales —como los lobos y los licaones— cazan juntos y comparten una presa que ningún individuo podría matar por sí solo. Actúan conjuntamente por el propio interés de cada individuo, ya que ese cadáver compartido es más valioso que cualquier presa que pudiera cazar por sí mismo. El altruismo recíproco adquiere esta forma nada problemática de cooperación como modelo y lo aplica a casos en los que los socios no recogen su recompensa de forma simultánea. Cada uno está mejor compartiendo que no haciéndolo, y cada animal que participa en el trato está atento a que no le hagan trampas. Esta forma de ver la cooperación se ha visto fortalecida en la última década y media gracias al trabajo de Robert Axelrod, que ha demostrado que la estrategia del «hoy por ti mañana por mí» puede valer la pena en muchas situaciones. «Hoy por ti mañana por mí» es la regla de la cooperación que se aplica en la primera interacción con otro animal y, a partir de ahí, se hace lo que se hizo la última vez. Por lo que, si tu socio desertó en la primera interacción, en la segunda eres tú quien deserta. Si tu socio cooperó, tú cooperas. El ejemplo biológico mejor conocido lo encontramos en la vida de los murciélagos vampiros. Comparten la sangre. Estos murciélagos mueren si no se alimentan cada dos días, y fracasar en la caza es algo bastante común. Así que la reciprocidad es un elemento esencial en la vida de los murciélagos vampiro. Los murciélagos exitosos comparten con aquellos que han fracasado. Pero los murciélagos que dan son murciélagos que reciben. «Hoy por ti mañana por mí» parece ser un

buen modelo de cooperación entre pares que interactúan muy a menudo. Pero es posible que no explique la existencia de cooperación en grupos de mayor tamaño. Frente a una deserción, los individuos de un grupo mayor tienen únicamente dos opciones. Pueden desertar la próxima vez, castigando así a todo el mundo, no solo al tramposo. O pueden ignorar el engaño inicial. Ninguna de las respuestas mantendrá viva la cooperación.

El problema de la interacción social, y en especial el problema de la cooperación, ha conducido al desarrollo de algunas de las nuevas ideas más importantes en evolución. Una especialmente importante es la teoría evolutiva de juegos. Cuando un animal interactúa con su ambiente, por norma general, su eficacia biológica no suele depender de los otros miembros de la población. Un gen en un tigre que mejore su agudeza visual o su eficiencia metabólica beneficiará a ese tigre, hagan lo que hagan los demás. Esas características son beneficiosas independientemente de su frecuencia en la población pero los efectos de los rasgos sociales sobre la eficacia biológica dependen a menudo de su frecuencia en la población. Incluso si los lobos mejoraran cazando cooperativamente en vez de ir solos, un lobo con disposición a cooperar no obtendría ningún beneficio a no ser que los demás también la tuvieran. Otros rasgos muestran la dinámica inversa. En una población de cooperadores, la trampa poco frecuente funciona. John Maynard Smith desarrolló un famoso modelo con el que demostrar que los rasgos sociales, incluyendo los cooperativos, a menudo tienen frecuencias de equilibrio en las cuales dos rasgos opuestos persisten en la población. Maynard Smith imaginó una población que no tuviera auténticas disputas sobre recursos importantes, por ejemplo, un hueco que sirva para nidificar. Si dos pájaros quisieran el mismo hueco, ambos intentarían disuadir al otro durante un rato y después alguno de ellos se rendiría. Ningún pájaro pelearía realmente por él. Estos pájaros siguen la llamada estrategia «paloma» en sus interacciones. Esta población sería vulnerable a una invasión de algún pájaro que jugara la estrategia «halcón», luchando realmente por el hueco del árbol. En una población que lleva a cabo la estrategia «paloma», los halcones funcionan extraordinariamente.

Siempre se quedan con los huecos y nunca tienen que pagar el coste de una pelea real. Pero, a medida que la frecuencia de los halcones crece en la población, el coste de ser un halcón también crece. De momento, empieza a encontrarse con otros halcones, no palomas, en los huecos. No siempre logran quedárselo y tienen que asumir los costes de la lucha. Maynard Smith demostró que, a no ser que los huecos sean muy valiosos, o que los riesgos derivados de la lucha sean bajos, habrá una frecuencia equilibrada tanto de halcones como de palomas en la población (o una frecuencia en la cual cada pájaro a veces actúa como halcón y a veces como paloma). Esta frecuencia es evolutivamente estable. El trabajo de Axelrod demuestra que, en circunstancias importantes, «hoy por ti mañana por mí» es una estrategia evolutivamente estable. Una población en la que todos sigan esta estrategia no puede ser invadida por ningún mutante que siga una estrategia alternativa.

Una segunda estrategia para desechar el altruismo está basada en otra forma nada problemática de cooperación. Muchos animales ayudan a su propia descendencia. Al hacerlo, proyectan sus propios genes hacia el futuro ya que sus crías portan sus genes. Pero eso no solo es cierto para la descendencia directa de un animal. Los parientes de un animal, especialmente sus parientes más cercanos, llevan copias de sus genes. Algunas veces un animal puede proyectar mejor sus genes hacia el futuro ayudando a sus parientes. De ahí es de donde surge la promesa de Haldane (de la que hablamos en el capítulo anterior) de sacrificarse por tres o más hermanos. Los comportamientos que son el fruto de una evolución que beneficie a los parientes se conocen como efectos de la selección por parentesco. La medida de eficacia biológica que incluye estos efectos indirectos se conoce como «eficacia biológica inclusiva». La selección por parentesco puede que explique muchos casos de cooperación dentro de unidades familiares. Pero la verdad es que no puede explicar la cooperación entre individuos cuyo parentesco es muy alejado, o que no están emparentados. Los cercopitecos verdes, por ejemplo, no viven únicamente con parientes, y a pesar de eso se avisan entre sí de la presencia de depredadores.

Una tercera idea acepta que la cooperación es, en ocasiones, individualmente altruista: ayudar a otros tiene un precio para el que lo hace. Pero esa ayuda mejora la eficacia biológica del colectivo al que pertenecen ambos individuos. Esos colectivos lo hacen mejor que los colectivos rivales de individuos que no cooperan. La idea entonces, es explicar la cooperación como resultado de la selección de poblaciones de colectivos. En algunas especies de babuinos, los machos adultos defienden las manadas de las que forman parte. En este caso, el colectivo es en sí mismo el vehículo de selección, un *superorganismo* . La manada de babuinos cooperantes tendrá más posibilidades de sobrevivir y de encontrar nuevas manadas de individuos que sean como ellos en vez de estar compuestas por babuinos que sigan la máxima: «cada babuino se preocupa únicamente de sí mismo». De acuerdo con esta sugerencia, la población de manadas de babuinos es un nivel principal de organización biológica. Forma una población de «minipoblaciones» (las manadas), en las que estas minipoblaciones compiten con diferente éxito.

La selección génica nació cuando G. C. Williams, en su libro *Adaptation and natural selection,* defendió la idea de que el altruismo es una ilusión, en contra de las teorías de la selección de grupos sobre el altruismo. Williams defendió que la selección al nivel de grupo estaría en casi todos los casos socavada por la selección individual debido a que la deserción estiraba en la dirección opuesta. La tentación evolutiva de desertar es demasiado grande para que evolucione un altruismo auténtico. Un individuo egoísta en un grupo altruista siempre sería más eficaz biológicamente que sus compañeros, por lo que el altruismo del grupo se vería erosionado desde dentro. Además, las manadas de lobos y los grupos similares perduran más que los individuos que la componen. La duración de la vida del grupo es mayor que la duración de las vidas individuales. Así que el reloj de la selección *individual* corre más rápido y, por lo tanto, con más fuerza que el de la selección de *grupo*.

En este aspecto, *El gen egoísta* sigue los pasos de Williams. Para Williams y Dawkins, la cooperación es auténtica, pero el altruismo no. Así que intentaron justificar el aparente altruismo. Ambos son muy

escépticos sobre la selección de grupo; sobre la idea de que los grupos son «superorganismos». Los grupos no están adaptados por sí mismos. Más bien son agrupaciones cambiantes de organismos individuales. Una manada rápida de caballos es solo una manada de caballos rápidos: la adaptación (velocidad en este caso) es un rasgo de los caballos individuales dentro de la manada, no de la propia manada. Aunque la selección de grupo presupone que es la manada la que está adaptada.

Y es que, desde que *Adaptation and natural selection* y *El gen egoísta* fueron escritos, ese punto de vista ha sido ampliado en muchos aspectos. Uno de ellos es la constatación de que la evolución de la cooperación es una característica fundamental de la biología; la cooperación no se limita a unos pocos animales extraños y no se produce únicamente bajo condiciones especiales. La evolución del organismo es un ejemplo de cooperación. John Maynard Smith y Eörs Szathmáry lo demostraron en su brillante y provocativo libro *Ocho hitos de la evolución* . Para ellos, la evolución de la complejidad biológica es, básicamente, la evolución de la cooperación. La evolución de los equipos de genes, la creación conjunta de fenotipos, la replicación conjunta y equitativa y la formación de las células sexuales plantean problemas de cooperación y deserción. Por ejemplo, en la formación de las células sexuales solo la mitad de los genes de las células antiguas, cada una de las cuales tiene dos copias de cada cromosoma, estarán presentes en los gametos, teniendo cada uno una copia. A pesar de la existencia de algunos transgresores, la lotería es y debe ser equitativa (si no fuera así, la reproducción sexual sería evolutivamente inestable), pero cada gen mejoraría su eficacia biológica si pudiera desviar la lotería a su favor. La situación es habitual. La eficacia biológica de cada replicador mejora si todos cooperan, es decir, si cooperan a la hora de construir una célula antes de la replicación. Pero los replicadores individuales tienen tentaciones evolutivas de desertar, de convertirse en transgresores. La existencia de distorsionadores de la segregación y de transgresores demuestra que, en la evolución de un organismo, el problema de la deserción no se ha resuelto del todo. Las células cancerosas son células que se han

convertido en transgresoras. Pero el hecho de que los organismos hayan evolucionado demuestra que la cooperación puede evolucionar en un amplio rango de circunstancias.

Además, sugiere que la evolución de la cooperación implica, en ocasiones, la existencia de una selección que actúa sobre dos niveles: los individuos y los colectivos que forman estos individuos. Un ejemplo de estas transiciones serían aquellas en las que ha aparecido (evolucionado) una nueva forma de organización biológica, cuando participantes que previamente eran independientes se fusionan en un único individuo mucho más complejo. La evolución de los equipos de genes, de las células eucariotas, de los organismos pluricelulares y también (aunque es discutible), los insectos sociales, son ejemplos de esas transiciones. Al inicio de ellas, la selección actuó sobre (por ejemplo) las células individuales o las protohormigas individuales. Al final del proceso, la selección actúa principalmente sobre los colectivos: el nido de hormigas, el organismo pluricelular, etc. Pero, si estas transiciones son graduales (tal como cree todo el mundo) durante una gran parte de la transición, la selección tiene que haber actuado tanto sobre las hormigas como sobre el conjunto; sobre las células y sobre los colectivos de células.

También ha quedado claro que la selección a nivel génico de Dawkins es compatible con la idea de una cooperación que evoluciona por selección sobre los colectivos, no sobre los cooperadores individuales. Dawkins está de acuerdo en que los organismos juegan un papel central en la evolución. Son vehículos de selección: su éxito determina la proliferación de los linajes génicos. Los más prominentes defensores de la selección de grupo, David Wilson y Elliott Sober, señalan que la selección de grupo es una reivindicación de esos vehículos. El teórico de la selección de grupo puede estar de acuerdo en que, en su nivel más fundamental, la historia evolutiva es la historia de los éxitos y fracasos de los linajes génicos compitiendo entre sí. Pero reclaman que algunos linajes de genes rivales compiten codificando las características de los grupos. Los genes pueden hacer que los grupos tengan un éxito ecológico diferente. Esas diferencias son importantes. Si existen genes de babuinos que hacen que grupos

de babuinos defiendan al grupo entero agresivamente frente a las amenazas de los leopardos, sería un ejemplo más de un gen con un fenotipo extendido. Así pues, al adoptar la selección génica, Dawkins no necesita rechazar la selección de grupo. Todo esto está actualmente fuera de toda controversia.

Últimamente, se han desarrollado modelos más verosímiles de selección de grupo. Williams y Dawkins se opusieron a la idea de que las manadas de lobos y los grupos de mandriles fueran superorganismos. Una manada de lobos, según esta opinión, es una criatura organizada, coadaptada y que se reproduce (y que resulta que está constituida por criaturas más pequeñas, de la misma forma que nosotros estamos compuestos por células). Las manadas no paren lobos (eso lo hacen las lobas), pero sí que dan lugar a nuevas manadas. Así que, cuando medimos la eficacia biológica de una manada, estamos midiendo el ritmo al que crea nuevas manadas. La conclusión de Dawkins, Williams y Maynard Smith es que el cáncer que supone el egoísmo de un lobo individual socavaría la cooperación de la manada a más velocidad que a la que las manadas cooperadoras crearían la cooperación dentro de la manada. Desde luego, podemos pensar que los lobos cooperadores forzarían a aquellos que se ven tentados a ser egoístas a comportarse como es debido: castigarían a los que no cooperan y, de esa manera, eliminarían el cáncer de la deserción. Pero, incluso para un lobo, morder a otro lobo puede ser peligroso. Castigar a alguien para forzarle a comportarse correctamente es en sí mismo un acto de cooperación: por lo que la existencia del castigo (en los casos en los que existe) es tan desconcertante como cualquier otra forma de actuación por el bien del grupo. Y por eso sigue existiendo un escepticismo respecto a la selección de grupo. Tal como señalan los escépticos, mientras no era estrictamente imposible que la cooperación evolucionara por selección sobre las manadas de lobos en lugar de sobre los lobos, el análisis de los números demostró que requería de la existencia de condiciones muy especiales. La llegada de un lobo egoísta a una manada cooperadora, o habría sido un suceso muy poco común, o el beneficio de hacer trampas habría sido sorprendentemente bajo.

Sin embargo, más o menos en la última década, David Wilson (y más tarde junto a Elliott Sober) han desarrollado una versión alternativa de la selección de grupo en la que el beneficio de la cooperación se ve en el ritmo al que las manadas cooperadoras crean nuevos lobos en lugar de en el ritmo al que forman nuevas manadas. Las manadas cooperadoras (sugiere Wilson) son máquinas productoras de lobos más eficientes que las manadas menos cooperadoras; la mayoría de los lobos producidos serán cooperadores y por eso se podrán unir a manadas cooperadoras. Según esta formulación, el reloj de la selección de grupo va al mismo ritmo que el de la selección individual; por eso no existe razón alguna para suponer que la selección del egoísmo individual (dentro de manadas mixtas de cooperadores y tramposos, a estos últimos les sigue yendo bien) superará el efecto de las manadas cooperadoras a la hora de contribuir a la siguiente generación de lobos.

En este aspecto, las opiniones de Dawkins y de Gould coinciden hasta cierto punto. Es cierto que Dawkins se sigue mostrando escéptico respecto a la selección de grupo, incluso en su forma modificada, mientas que Gould, en *La estructura de la teoría de la evolución* , se muestra partidario de este modelo de cooperación y de su evolución. Pero, aunque Gould está muy interesado en la idea de una selección sobre los colectivos de organismos individuales y no solo sobre los individuos, el colectivo en el que está más interesado es en la especie. Le interesa más la selección de especies que la selección de grupo. Aunque muestra ciertos reparos, Gould es más partidario de la idea de que la especie difiere tanto en las características que la hacen vulnerable a la extinción como en las características que la hacen fecunda evolutivamente. Por ejemplo, las especies cuyos acervos génicos contienen mucha variabilidad se muestran, siendo todo lo demás igual, más adaptables al cambio evolutivo que aquellas especies que tiene relativamente poca variabilidad. Lo mismo se puede decir de las especies cuyo rango geográfico es amplio. Las especies que ocupan muchos y diversos hábitats encajan mejor los cambios y, por eso, tienen menos probabilidades de extinguirse que aquellas cuya tolerancia a ambientes diferentes es menor.

Tal como veremos en la tercera parte, la hipótesis de la selección de especies es, a la vez, extraordinariamente intrigante y problemática. Pero no plantea el problema de la deserción. La selección de grupo y la selección sobre los organismos individuales pueden explicar características de la misma clase: las llamadas de alerta, la compartición de la comida, la defensa conjunta y rasgos de ese estilo. Por eso las fuerzas selectivas pueden actuar en la dirección opuesta. El hecho de que la selección de grupo favorezca, por ejemplo, la defensa colectiva y que la selección individual seleccione en su contra abre la puerta al problema de la deserción y, por lo tanto, a la posibilidad de que la selección individual sea más poderosa que la de grupo. Este problema no aparece en el caso de la selección de especies. Y es que los rasgos relevantes para la selección de especies no son en absoluto rasgos de los organismos individuales. Consideremos los candidatos. Incluyen características como el ámbito geográfico, la heterogeneidad del acervo génico y características de ese estilo. Estas son propiedades de las poblaciones, no de los individuos. Así que el principal problema que Williams y Dawkins tenían en contra de la selección de grupo, el problema de la deserción, no aparece para la versión de selección de alto nivel que Gould ha estado estudiando. Además, el punto de vista del propio Dawkins se aproximaba al de Gould. En *Escalando el monte improbable* (en el capítulo 7) y en *El cuento del antepasado* (en el capítulo 39) analiza la evolución de la capacidad de evolucionar. Algunos linajes de animales tienen más capacidad de evolucionar que otros; algo de la organización básica del animal hace que le sea más fácil generar un cambio evolutivo. A este respecto, Dawkins analiza la evolución de la segmentación del cuerpo. Los artrópodos son animales con exoesqueletos y cuerpos segmentados y articulados. Las arañas, los cangrejos y los insectos son todos artrópodos. Es posible que no sea ninguna casualidad que los artrópodos de cuerpos segmentados sean, de sobra, el linaje más variado entre los animales. Una vez que la segmentación ha sido inventada, la selección natural puede hacer que los segmentos se especialicen desempeñando nuevos papeles. De esta manera, sus miembros se han convertido, frecuentemente, en antenas o tentáculos y en otras organizaciones biológicas especializadas.

Dawkins sospecha que la rica disposición radial de los animales segmentados se explica por alguna clase de selección de nivel superior para la capacidad de evolucionar, aunque debe ser alguna que no tenga la oposición de la selección a nivel individual. Todavía quedan aspectos importantes que resolver en lo que respecta a la selección pero en estos temas las diferencias entre Dawkins y Gould son menos marcadas de lo que fueron con anterioridad.

6

SELECCIÓN Y ADAPTACIÓN

He sugerido anteriormente que las diferencias entre Dawkins y Gould respecto a la selección a un nivel alto no son tan amplias como lo fueron en un tiempo. A pesar de la vehemencia de alguna retórica reciente, lo mismo se puede decir respecto al papel que juega la selección a la hora de generar un cambio evolutivo. En 1989, Gould colaboró con Richard Lewontin en una famosa crítica a la biología evolutiva, argumentando que, tal como era practicada en aquel momento, la biología era *adaptacionista* . Pero no estaba muy claro en qué consistía el adaptacionismo. Aunque dos aspectos de este «pecado» estaban claros. Los biólogos evolutivos estaban demasiado dispuestos a asumir que las características de un organismo habían sido moldeadas por la selección natural para alguna función y estaban convencidos de haberla descubierto. La mayoría de los biólogos evolutivos estarían de acuerdo en que el documento de 1989 tuvo un efecto saludable, estimulando el desarrollo de nuevos métodos para probar las hipótesis relacionadas con la evolución y la selección. Un método consistió en convertir una hipótesis en un modelo matemático formal que hiciera predicciones cuantitativas y medibles sobre una población. Como vimos en el capítulo 4, las avispas, las abejas y otros insectos sociales tienen un sistema genético poco usual: los machos se desarrollan a partir de huevos no fecundados y, como nuestras células sexuales, tienen solo un conjunto de cromosomas. Las reinas y las obreras son hembras, y se desarrollan a partir de huevos fecundados. De ello se deduce que, si la reina se ha apareado solo una vez, las hermanas obreras del nido están emparentadas de forma más próxima unas a otras que lo que lo están con su madre. Al igual que ocurre con nosotros, tiene una oportunidad entre dos de portar algún gen en particular de los de la madre. Pero comparten, de media, tres de cada

cuatro genes con sus hermanas, ya que obtienen el mismo conjunto de genes a partir de su padre, el cual dispone únicamente de un conjunto que aportar. Todos sus espermatozoides son iguales. Así que las hermanas comparten todos sus genes paternos y, de media, la mitad de sus genes maternos, así que comparten tres cuartas partes en total. Estos hechos conducen a diferentes expectativas sobre la proporción de sexos de la colonia dependiendo de si dicha disposición está controlada por la reina o por las obreras. La reina quiere más hijos varones que los que quieren las obreras. Así que los modelos formales pueden entonces ser construidos a partir de, y comparados con, los datos reales para probar el control de obreras frente a los de la reina.

Un segundo enfoque ha sido el desarrollo de métodos comparativos explícitos: métodos que comparan las especies que se estudian con sus parientes. La idea es distinguir rasgos que sean adaptaciones a las circunstancias actuales de los rasgos que son heredados de los antepasados de las especies, examinando a sus parientes. Suponga que nos preguntamos por qué los pericos aligualdos depositan sus huevos en agujeros de los montículos de las termitas. Es probable que el hecho de que este perico deposite sus huevos en un agujero en vez de en un nido construido por él mismo no sea una adaptación a sus circunstancias específicas, ya que la mayoría de los loros depositan sus huevos en agujeros. Así que anidar en un hueco probablemente sea un rasgo que el perico aligualdo ha heredado de sus antepasados. No existe consenso respecto a la antigüedad de los pericos. Se solía pensar que, aunque las primeras aves fueron contemporáneas de los dinosaurios, los linajes modernos de aves (incluyendo el de loros y pericos) aparecieron después —aunque no mucho— de la extinción en masa en la que murieron todos los dinosaurios. Se estima que esto ocurrió hace unos sesenta y cinco millones de años. Aunque algunas opiniones actuales sitúan el origen de las aves modernas en el tiempo de los dinosaurios. Pero, aunque sea un error, los loros han estado depositando sus huevos en agujeros desde hace más de cincuenta millones de años, por lo que el hecho de que el perico aligualdo no construya un nido no es una consecuencia de sus circunstancias actuales, ya que muchos loros depositan sus

huevos en huecos naturales existentes en los árboles en vez de excavar huecos en las madrigueras de las hormigas. Solo los pericos aligualdos y algunos parientes muy cercanos, todos ellos especies que viven en praderas prácticamente sin árboles, usan los montículos de las termitas. Así que probablemente sea una adaptación a sus peculiares circunstancias ecológicas. Ambas técnicas aún están estudiándose pero no hay ninguna duda de que los biólogos evolucionistas han reaccionado constructivamente al reto Gould-Lewontin.

Aun así, sea lo que sea el adaptacionismo, Gould cree que aún está vivo y, en su *Estructura de la teoría de la evolución* incluye un largo capítulo dedicado a su desarrollo histórico. En sus conocidas críticas a Dennett, Gould le acusa de representar una tendencia «ultradarwiniana» dentro del pensamiento evolutivo, de creer que casi cada característica de cada organismo está moldeada por la selección natural. Hay importantes diferencias en la opinión sobre el papel de la selección al impulsar los cambios evolutivos entre Dennett y Dawkins por un lado y Gould por el otro. Pero este no es uno de ellos. Todos aceptan que muchas características de los organismos no son el resultado directo de la selección. Fijémonos, por ejemplo, en la cotorra real de Australia, que es de un rojo brillante. Posiblemente, es roja como resultado directo de la selección sexual: las hembras prefieren machos rojos. Pero nada de eso se puede decir respecto al color de la sangre. Es un subproducto de la selección de las propiedades verdaderas de la sangre, del transporte de oxígeno a los tejidos. Esos ejemplos pueden multiplicarse indefinidamente. Algunas particularidades de los organismos son el resultado de fijaciones aleatorias de características neutrales; incluso eso parece ser muy probablemente cierto respecto a una buena parte de nuestras características genéticas. Algunas particularidades son el resultado de la herencia de antepasados distantes que siguen presentes en el organismo en cuestión. Tal como Gould señala en uno de sus interesantes ensayos, es muy posible que esa sea la razón por la que tenemos cinco dedos en manos y pies. Algunos rasgos son vestigios adaptativos. Muchas especies excavadoras tienen ojos que no son funcionales y que son vestigios de los ojos operativos de sus

antepasados que sí podían ver. Algunas características de los organismos son subproductos de la selección para alguna otra característica. La anatomía reproductiva de la hembra humana es una chapuza como consecuencia de nuestra adaptación al bipedismo.

Ninguna de estas verdades generales es en absoluto controvertida, aunque su aplicación a casos particulares sí que pueda serlo. Tampoco lo es el desacuerdo entre Gould y Dawkins en los temas centrales. Por ejemplo, Dawkins empieza *El relojero ciego* con un análisis sobre la ecolocalización de los murciélagos. El registro fósil de murciélagos no es especialmente rico; existen fósiles de murciélagos en el Eoceno, pero son de murciélagos en los que ya había aparecido la ecolocalización. Pero, incluso así, nadie duda de que la ecolocalización evolucionó en los murciélagos como un medio para situarse en el espacio y para localizar a sus presas. El sistema de ecolocalización es complejo e integrado. Impulsa un comportamiento muy peculiar que es básico en la historia de la vida de los murciélagos y que sirve únicamente para ese tipo de comportamiento. Estos hechos nos permiten tanto catalogar la ecolocalización como adaptación e identificar para qué sirve.

Todo el mundo está de acuerdo en que la ecolocalización de los murciélagos es una adaptación. Tal como Gould dice, «los ojos son para ver y los pies son para andar» *(New York Review of Books,* 12 de junio de 1997). En su *Estructura de la teoría de la evolución,* escribe: «no niego ni la enorme importancia de la complejidad adaptativa organizada ni lo maravillosa que es. Reconozco que no conocemos ningún mecanismo que explique el origen de esas características de los organismos más que la selección natural convencional». Pero, una vez que nos apartamos de estos casos indiscutibles, identificar la adaptación es una tarea difícil y controvertida. Este hecho reviste particular interés para Gould porque la aplicación de la teoría evolutiva al comportamiento humano ha implicado habitualmente pasar de casos claros e indiscutibles a otros muchos más dudosos. Por ejemplo, en su famoso libro *Una historia natural de la violación* , Randy Thornhill y Craig Palmer defienden que los celos sexuales y la violación son adaptaciones. Pero ninguno

de esos casos muestra la complejidad adaptativa que define tan claramente la ecolocalización como una adaptación. ¿Qué demostraría que, por ejemplo, la rabia derivada de los celos es una adaptación en vez de un desafortunado efecto secundario de nuestro repertorio emocional? Un análisis correcto tendría que calcular la eficacia biológica de los costes de la violencia sexual y sus supuestos beneficios. Sería un auténtico desafío, ya que tanto los costes como los beneficios deben de tener en cuenta los diferentes ambientes. Necesitaríamos entonces deducir una predicción de la tasa óptima de violencia (de nuevo, relativa a los diferentes ambientes en los que se encuentran los humanos) y comparar nuestra tasa predicha con la medida. Si están cerca, significaría un respaldo a nuestra conjetura. Nada parecido a esto se puede encontrar en el trabajo de Thornhill y Palmer.

Las afirmaciones adaptacionistas de este tipo, aunque puedan ser correctas, hacen que a Gould le hierva la sangre. Pero, en esto, Gould y Dawkins están de acuerdo. Aunque Dawkins, a diferencia de Gould, está convencido de que algunos patrones del comportamiento humano son adaptaciones; una seguridad que deja clara en su crítica enérgica de *No está en los genes,* de Steven Rose, Leon J. Kamin y Richard Lewontin. Pero *Escalando el monte improbable* y *El relojero ciego* se centran en los casos que están fuera de toda duda. Para Dawkins la explicación de la complejidad adaptativa es la tarea principal de la biología evolutiva. Y lo es precisamente porque dichos sistemas son altamente improbables, de ahí que solo puedan ser explicados por la selección natural. Estos libros se centran en casos claros. En esto, Dawkins y Gould están de acuerdo.

Mantienen, sin embargo, importantes desacuerdos. Uno es respecto al papel relativo de la selección y de la variación. La selección actúa solo sobre la variación generada en un linaje que determina el rango de variación. Esa biología del desarrollo es el resultado de la historia evolutiva de ese linaje. Por eso, la variación que está disponible para la selección en un linaje está determinada por su historia: *restringe* sus futuras posibilidades evolutivas. Quizás un chimpancé con una cola poderosa y prensil fuera más apto que los

chimpancés tal y como los conocemos, ya que sería más apropiada tanto para la vida en los árboles como en el suelo; recogería lo mejor de ambos mundos. Aun así, si no aparecieron tales variaciones de colas en las poblaciones ancestrales de chimpancés, la selección no podía conformar un chimpancé de ese tipo. La trayectoria evolutiva de una población es rehén tanto de la selección como de la disponibilidad de variación. En su libro *Biased Embryos and Evolution* , Wallace Arthur nos muestra diversos ejemplos de sorprendentes lapsos o huecos en la naturaleza a partir de sus estudios sobre los ciempiés. Los ciempiés geofilomorfos son una familia compuesta por unas mil especies. Como ocurre con todos los ciempiés, sus cuerpos están divididos en segmentos, en cada uno de los cuales hay un par de patas. En esta familia, el número de segmentos varía ampliamente: de 29 a 191. Pero solo números impares; en esta familia no encontramos ejemplares con, por ejemplo, 66 pares de patas. Los ciempiés litobiomorfos componen otra familia, de nuevo de unas mil especies. Todos tienen el mismo número de segmentos: quince. Considerando la variación en el número de segmentos de los ciempiés en su conjunto, parece poco probable que exista alguna clase de ventaja selectiva en tener un número impar de patas o tener exactamente quince pares. A juzgar por las apariencias, parece más probable que nuestros ciempiés ausentes sean el resultado de una restricción sobre el aporte de variación en la evolución de los ciempiés. Nadie duda del papel potencial que juegan las restricciones sobre la variación en la trayectoria evolutiva de un linaje. Si la biología del desarrollo de los ciempiés litobiomorfos no puede construir un ciempiés de 30 segmentos, no se podrá seleccionar un animal así. Pero Wallace señala que las restricciones no tienen por qué ser absolutas para influir en las trayectorias que siguen los desarrollos. Basta con que haya un sesgo. Piense, por ejemplo, en una población de pseudoquéiridos que vive en una isla del litoral, ajena a cualquier depredador. Suponga que cada individuo pesa, de media, unos dos kilogramos. Por desgracia, llegan gatos a la isla y se tienen que enfrentar a nuevas amenazas. Si fueran de mayor tamaño les iría mejor ya que un ejemplar de tres kilogramos es demasiado grande para estos gatos. También les iría bien si fueran

más pequeños puesto que un ejemplar de un kilogramo se podría esconder en lugares a los que no llegarían los gatos. ¿Cuál de ellos evolucionará? La trayectoria que seguirá la población de pseudoquéiridos se verá condicionada por los sesgos en el suministro de variación: si esta conduce a la población hacia la posesión de cuerpos más pequeños o más grandes.

Este tema del suministro de variación ha generado un debate más importante en biología evolutiva sobre el papel relativo del suministro de variación y selección a la hora de explicar el cambio evolutivo. Podemos explorar dicho debate a través de uno de los ejemplos del propio Dawkins que aparece en *Escalando el monte improbable* : «El museo de todas las conchas posibles». Dejando de lado detalles poco importantes, resulta que las conchas son diferentes en tres aspectos distintos: la tasa de desenrollamiento en un plano (su «abocinamiento»), la tasa de crecimiento sobre el plano (su «espira») y la tasa de expansión de su tubo (su «verma»). Esto hace que sea posible representar el espacio de todas las formas posibles de conchas como un cubo, donde cada dimensión de ese cubo corresponde a una de las tres formas en las que una concha varía respecto a otra. De esta manera, cualquier punto en el cubo representa una posible concha: una concha que se ha formado expandiéndose en un plano según una tasa concreta, expandiendo su tubo en una tasa específica y elevándose sobre el plano también según una tasa específica. La mayoría de estas posibles conchas no existen y, que nosotros sepamos, jamás han existido. Un buen trozo de ese cubo no está ocupado. ¿Qué explica la ausencia de esas conchas? ¿Acaso los linajes de conchas son incapaces de generar estas variantes inexistentes? ¿Han heredado los linajes constructores de conchas una variación que resulta insuficiente para construir estas conchas que faltan? Puede que, en vez de eso, hayan sido descartadas por la selección; serían demasiado caras de construir, demasiado difíciles de manejar o demasiado frágiles. Estas cuestiones permanecen sin respuesta tanto en lo referente a las conchas en particular como en lo referente a cualquiera de las muchas posibles plantas y animales que jamás han existido. ¿Por qué no existen los centauros? Quizás a un animal así le resultaría excesivamente caro

correr, o quizás fuera muy susceptible de sufrir dolor de espalda. Pero puede que, simplemente, los mamíferos de seis miembros nunca hayan estado disponibles para la selección.

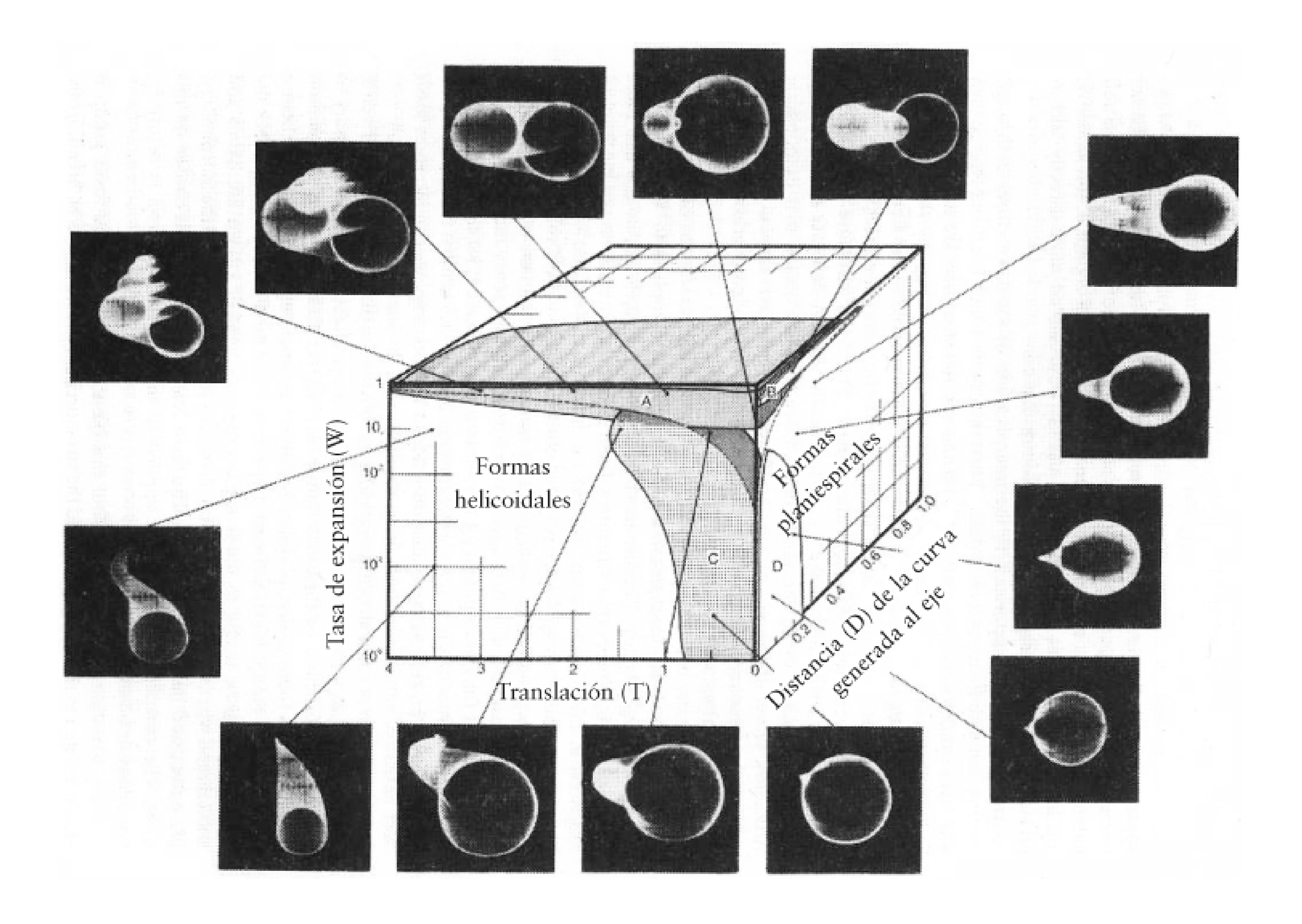

Tasa de expansión (W)
Formas helicoidales
Translación (T)
Formas planiespirales
Distancia (D) de la curva generada al eje
A
B
C
D

Figura 2. El cubo de Raup es una representación tridimensional en la que se encuentran todas las formas posibles de conchas. Las zonas del cubo que están sombreadas son aquellas en las cuales se pueden encontrar conchas que existen en la vida real. Las zonas que no están sombreadas albergan conchas que son teóricamente concebibles pero que no existen en realidad. (Fuente: David M. Raup, extraído de *Principios de paleontología,* de Raup y Stanley, Barcelona, Ariel 1978).

Tanto Dawkins como Gould reconocen la enorme importancia de estos temas. En el capítulo de *El capellán del diablo* titulado «El arte de lo desarrollable», Dawkins señala que el lapsus fundamental de la teoría evolutiva contemporánea es «su falta de una teoría completa de la variación, del origen de los candidatos para la evolución». Para Gould, el tema del desarrollo ha sido aún más importante en su trabajo. Su *Ontogenia y filogenia* es considerado por muchos como el trabajo fundacional de la moderna biología evolutiva del desarrollo, y su interés en la interrelación entre el desarrollo, la variación y la evolución nunca ha decaído. Sin embargo, aunque ambos se han interesado en el desarrollo, sus enfoques han sido diferentes. Dawkins no ha mostrado interés en la existencia de restricciones en el desarrollo, la idea de que el desarrollo limita las trayectorias evolutivas. Cree que, a largo plazo, el espacio disponible para las diversas posibilidades evolutivas disponibles para un linaje son muchas. Por eso, la historia del linaje está determinada en gran parte por la selección, la cual hace que alguna de esas posibilidades se haga realidad. La selección determina, por ejemplo, que las conchas de los mejillones sean fuertes, gruesas y poco elevadas. El interés de Dawkins se ha centrado en el papel de las revoluciones del desarrollo que han permitido ampliar las posibilidades disponibles para un linaje. En *Escalando el monte improbable* , analiza la evolución de la segmentación en este contexto: una vez se ha inventado la segmentación, las partes se pueden duplicar y diferenciarse unas de otras, haciendo posible que se produzca una evolución de muchas habilidades posibles. Vuelve a este tema al final de *El cuento del antepasado* cuando afirma que las principales transiciones de la evolución son cambios que tienen que ver con el desarrollo, que posibilitan la disponibilidad de nuevas variantes y, por ello, la existencia de nuevos complejos adaptativos.

Gould, por otro lado, cree que la serie de posibilidades disponibles para un linaje está estrechamente restringida, a menudo a variantes menores de su estado actual. De ahí que la historia de un linaje esté principalmente marcada por los acontecimientos que establecen el conjunto de posibilidades; por ejemplo, los acontecimientos que determinan que los vertebrados tengan como máximo cuatro extremidades. Uno de los principales intereses de Gould han sido los patrones conservadores de la evolución animal. Tal como él lo veía, la historia de la vida animal desde el inicio del Cámbrico es una historia de estabilidad morfológica, una estabilidad que probablemente se pueda explicar gracias a las restricciones en el suplemento de variación para la selección. Por lo que, especialmente en sus primeros trabajos (y más especialmente, en *Vida maravillosa*), se inclina a pensar que el suplemento de variación frena el cambio evolutivo, aunque en *La estructura de la teoría de la evolución* se muestra muy cuidadoso al señalar que también puede aumentar las posibilidades de que se produzcan cambios. Así pues, aunque tanto Dawkins como Gould reconocen el papel fundamental de la biología del desarrollo a la hora de explicar el cambio evolutivo, tienen opiniones diferentes sobre cuál es ese papel. Gould, y no Dawkins, piensa que uno de esos papeles es el de actuar de freno, sofocar las posibilidades de cambio. A esta diferencia se le añade otra. Para Dawkins, el problema central de la biología evolutiva es la explicación de la complejidad adaptativa. Esa no es la idea que tiene Gould de este campo. Pasó una gran parte de su carrera en paleontología defendiendo la existencia de modelos a gran escala en la historia de la vida, modelos no explicados por la selección natural. Así que tenemos un desacuerdo adicional, el referente a la existencia e importancia de estos modelos. Ahora volveremos con eso.

TERCERA PARTE

LA PERSPECTIVA VISTA DESDE HARVARD

7

¿PROCESO LOCAL, CAMBIO GLOBAL¿

Gould cree tener dos discordancias fundamentales respecto a la selección con Dawkins y con otros que piensan de forma similar. Una es sobre los cambios evolutivos dentro de las especies. La microevolución es la rama de la biología evolutiva que estudia los cambios graduales que tienen lugar dentro de las especies, cambios que ocurren en una escala que podemos observar. Gould cree que Dawkins y otros biólogos evolutivos malinterpretan el papel de los genes en la microevolución. Las diferencias entre genes no causan los cambios evolutivos en las poblaciones, simplemente registran esos cambios. Es importante mantener un registro de esas transformaciones, ya que son un indicador de la presencia de cambios evolutivos en la población, y estos se pueden identificar y cuantificar. Podemos (y deberíamos) entender los cambios producidos en los genes como síntomas del cambio evolutivo, pero no deberíamos confundir síntomas con causas.

Además, Gould creía que los biólogos evolutivos desechan con demasiada frecuencia las posibilidades no selectivas cuando formulan y prueban sus hipótesis sobre el cambio microevolutivo. Ha sido probablemente su queja más importante en su crítica a la sociobiología humana. Por ejemplo, E. O. Wilson defendió que los machos y las hembras difieren, como era de esperar, tanto en su comportamiento sexual como en su comportamiento respecto a los hijos. Los hombres tienden más a ser promiscuos que las mujeres y también son menos propensos a invertir todos sus recursos en una única relación monógama. Gould se muestra escéptico incluso respecto a estas afirmaciones sociales sobre el modo en que nos comportamos actualmente, y con razón: Sarah Blaffer Hrdy es una

bióloga evolutiva que nos ofrece un relato más matizado sobre el papel reproductivo del macho y de la hembra en *Mother Nature* . Pero Gould recela aún más de las explicaciones adaptativas que se dan para esas actividades. Supongamos que Wilson tiene razón y que, como regla, los hombres y las mujeres tienden a diferir en esos aspectos. Es posible que estas diferencias no sean adaptaciones en absoluto. En vez de eso, podrían ser un vestigio de las diferencias sexuales heredadas de nuestros antepasados homínidos. Uno de los fósiles homínidos más famosos de todos es Lucy: un extraordinario fósil completo de una hembra de *Australopithecus afarensis*. Esta especie de homínido vivió hace unos tres millones de años y era sexualmente muy dimorfa; es decir, los machos eran mucho más grandes y robustos que las hembras. Es posible que las diferencias entre el hombre y la mujer sea solo un resto de estas diferencias originales mucho mayores. Gould piensa que la sociobiología ha desechado sistemáticamente estas posibilidades no adaptativas, un argumento que utilizó con gran vigor en su segunda contribución aparecida en la *New York Review of Books* .

A pesar de su vehemencia en estos temas, esta ha sido la menor de las preocupaciones de Gould. Su blanco principal es el punto de vista que él mismo denomina «extrapolacionismo». El extrapolacionismo tiene que ver con la relación entre los procesos evolutivos que tienen lugar dentro de las especies y los que se dan en la gran escala de la historia de la vida. Muchas especies se fragmentan en poblaciones locales, y viven en ambientes que varían de uno a otro en algún aspecto. En algunas especies, esta fragmentación y aislamiento puede ser bastante extremo. Las lechuzas comunes viven en todos los continentes excepto en la Antártida, y se han dispersado por ambientes que difieren en clima, vegetación, competición y depredación. Están muy cerca del extremo de un continuo que va desde especies ampliamente distribuidas y nada especializadas, como esta lechuza, a otras que viven solamente en un diminuto rincón del mundo. Pero pocas especies están compuestas por una sola población homogénea. A veces, las poblaciones locales en las que una especie se divide están completamente incomunicadas; están aisladas con un

hábitat apropiado. Pero, en la mayoría de casos, se produce alguna migración en ambas direcciones. Aun así, los miembros de estas poblaciones locales interactúan principalmente con otros miembros de la población, tanto compitiendo con ellos como en el aspecto reproductivo. Por lo tanto, la selección natural tiene lugar dentro de estos fragmentos. Dado que las diferentes poblaciones son muestras diferentes de la variabilidad de la especie en su conjunto, y dado que el medio ambiente cambia, las diferentes poblaciones de la misma especie a veces divergen unas de otras, aunque en ocasiones dicha divergencia es temporal. Se rompe cuando las poblaciones se reúnen de nuevo.

¿Cómo se relacionan los eventos producidos a este nivel con la historia de la vida a gran escala? ¿Cómo se pueden relacionar los cambios en las poblaciones locales durante unas pocas generaciones con la evolución de las especies y con los linajes de las clases documentadas en el registro fósil? Gould defiende que la corriente dominante en la biología evolutiva ha aceptado el punto de vista extrapolacionista. De hecho, Gould piensa que esta opinión se remonta al mismísimo Darwin. Según este punto de vista, la evolución de los linajes de las especies no es más que una suma de eventos a la escala de las poblaciones locales. Los cambios importantes son alteraciones menores sumadas en el transcurso de muchas generaciones. Los patrones evolutivos son generados por los procesos documentados en las poblaciones locales. Uno de los grandes aportes de Darwin fue detectar el poder transformador de una larga serie de sucesos, cada uno de los cuales, por sí solo, es pequeño. Originalmente, este fue un descubrimiento geológico: los grandes acantilados se van formando y erosionando grano a grano. Darwin amplió esta visión del poder transformador de los pequeños sucesos que se repiten durante mucho tiempo, de las rocas a los seres vivos. Al igual que los paisajes se van transformando por una larga serie de sucesos mundanos, lo mismo ocurre con los linajes. Aunque no discute la importancia del poder de esta afirmación, Gould defiende que no es toda la verdad. De hecho, no es exagerado decir que la vida

profesional de Gould ha sido una larga campaña en contra de esta idea. Para empezar, repasaré cuatro aspectos importantes:

1) La primera contribución famosa de Gould al pensamiento evolutivo llegó en 1972. Junto a Niles Eldredge, desarrolló la teoría de los «equilibrios puntuados», un punto de vista sobre la historia típica de la vida de las especies. Según Gould, las especies no evolucionan gradualmente hacia nuevas especies. El *Homo habilis* no se transformó gradual e imperceptiblemente en el *Homo erectus*. En lugar de eso, las nuevas especies surgen generalmente debido a una división producida en una especie paterna seguida de una rápida especialización de uno o de ambos fragmentos. Según la historia típica de la vida de las especies, esta apareció muy rápido, en cuanto a tiempo geológico. Por regla general, las especies nuevas aparecen en el registro fósil prácticamente diferenciadas de sus especies paternas. Sus características distintivas están ya presentes en los fósiles más tempranos, en vez de ir emergiendo de forma gradual a lo largo de la historia de la vida de la especie. Tras su aparición, una especie no suele experimentar ningún cambio evolutivo más hasta que se extingue o hasta que se separa en especies hijas. Gould defiende que el modelo de los equilibrios puntuados desafía al extrapolacionismo, el cual predice que la especie se irá adaptando de forma gradual, cambiando poco a poco para ajustarse a su nuevo medio ambiente (razón por la cual vemos cómo responden las poblaciones locales). Además, si las historias de la vida de las especies muestran realmente este modelo de rápida formación seguido de estabilidad, necesitamos una nueva explicación de las tendencias evolutivas. La evolución de los homínidos es un ejemplo clásico de una tendencia evolutiva: a lo largo de la historia de los homínidos, ha habido un marcado incremento en el tamaño relativo del cerebro. Pero si especies de homínidos como el *Homo habilis* o el *Homo erectus* no mostraron ningún cambio evolutivo significativo tras su origen, esta tendencia no puede estar producida por un crecimiento lento del tamaño relativo del cerebro a lo largo de la vida de una especie. Gould concluye diciendo que las tendencias tienen que ser el resultado de la selección

de las especies. Las especies con cerebros relativamente mayores han tenido mayores probabilidades de aparecer o de sobrevivir.

2) En la mayoría de sus escritos en *Natural History,* Gould ha defendido que las extinciones en masa han tenido un efecto profundo en la historia de la vida, una idea a la que regresa en el último capítulo de *La estructura de la teoría de la evolución* . Gould fue uno de los primeros en apoyar la idea de que el impacto de un asteroide causó la extinción del Cretácico-Terciario, la que vio el final de los pterosaurios, los grandes reptiles marinos y los dinosaurios no avianos hace sesenta y cinco millones de años. Si un gran impacto causó esas extinciones, estas fueron repentinas, incluso en términos ecológicos. Además, tal como Gould interpreta el registro, esa gran roca no solo acabó completamente con un linaje condenado. Si el asteroide no hubiera golpeado la tierra, los dinosaurios podrían seguir dominando los ecosistemas terrestres, las ballenas nunca habrían tenido una oportunidad y los mamíferos seguirían teniendo el tamaño de una rata, se alimentarían de insectos y se esconderían en la oscuridad. Las extinciones en masa no golpean al azar. Algunas clases de especies son más vulnerables que otras. Pero el nivel de adaptación de una especie es irrelevante para sus perspectivas de supervivencia porque la adaptación es una conformación a un medio ambiente específico. Tras el impacto del asteroide contra la Tierra, los ambientes a los que estaban adaptados los dinosaurios del México actual desaparecieron. Las extinciones en masa están causadas por hechos que alteran esos medioambientes catastróficamente. Cambian repentinamente las reglas del juego. Dado que esos cambios son repentinos y severos, la selección es incapaz de adaptar esos organismos a sus circunstancias modificadas. Es muy posible que los dinosaurios estuvieran perfectamente adaptados a sus hábitats, pero es irrelevante si fueron destruidos. Las propiedades que se ven afectadas por la selección y la evolución en poblaciones locales (a las que un organismo está adaptado) son irrelevantes para las perspectivas de supervivencia en episodios de extinción en masa. Y es que la supervivencia o la extinción en los episodios de extinción en masa determinan la configuración a gran escala del árbol de la vida. La muerte de los

sinápsidos (reptiles parecidos a los mamíferos) al final del Pérmico les brindó a los dinosaurios su oportunidad. La muerte de los dinosaurios abrió la puerta a la expansión de los mamíferos.

3) En su libro titulado *La vida maravillosa* , Gould describe una fauna extraordinaria de los principios de la historia de la vida animal. La fauna de Burgess Shale es conocida hasta el más mínimo detalle porque una afortunada casualidad preservó los tejidos blandos, no solo las partes duras, de un gran número de sus miembros. Gould defiende que esta fauna demuestra la existencia de un patrón completamente inesperado en la historia de la vida a gran escala. Para explicarlo, Gould distingue entre *diversidad* y *disparidad* . La diversidad de la vida es el número de especies que existen en ese momento. Gould acepta que la vida durante los últimos millones de años probablemente sea más diversa de lo que ha sido jamás. La disparidad de la vida se mide por el número de organizaciones básicas o planes corporales que existen en ese momento. La gran riqueza de especies de escarabajos contribuye en gran medida a la diversidad de la vida, pero no a su disparidad, ya que los escarabajos están todos ellos construidos según el mismo patrón general, a pesar de sus variaciones en tamaño, color y ornamentación sexual. Tras hacer esta distinción entre disparidad y diversidad, Gould realiza tres valientes afirmaciones sobre el conjunto de la historia de la vida animal. Primero, la disparidad de la vida animal estuvo en su pico máximo poco después de la aparición de los animales. Si el registro fósil es fiable, los animales pluricelulares evolucionaron hace unos 570 millones de años. En la época de la fauna de Burgess Shale, hace algo más de 500 millones de años, la disparidad estaba en su punto más alto y ha disminuido desde entonces. Segundo, se ha generado muy poca disparidad desde el Cámbrico. Esos linajes que han sobrevivido han mostrado una profunda moderación evolutiva. La disparidad contemporánea consiste en gran manera en los elementos que sobrevivieron a ese estallido inicial de experimentación evolutiva. Tercero, Gould defiende que esa supervivencia ha sido «contingente»; si volviéramos a pasar la película de la historia desde los inicios del Cámbrico, con pocas alteraciones en sus condiciones iniciales,

podríamos tener, perfectamente, un conjunto muy diferente de supervivientes.

4) En *La grandeza de la vida,* Gould defiende que las tendencias evolutivas no son las consecuencias a una escala superior de las interacciones competitivas entre los organismos. Un ejemplo ampliamente repetido de una tendencia evolutiva es la evolución de los caballos. Según se suele contar, la evolución de los caballos sufrió un cambio, y pasaron de ramonear en árboles y arbustos a pastar en los prados. Este cambio en su forma de vida generó cambios morfológicos correlacionados. Los caballos aumentaron de tamaño, con dientes más grandes y con coronas dentales mayores, y al mismo tiempo perdieron los dedos de los pies mientras estos se convertían en pezuñas. Si esa fuera la teoría correcta de la evolución de los caballos, el ejemplo sería un triunfo del extrapolacionismo. El modelo evolutivo en el linaje del caballo sería la agregación, la suma, de una multitud de interacciones en poblaciones concretas, la mayoría de las cuales tuvieron el mismo resultado. Pero Gould reinterpreta esta historia. Según él, no es el resultado de un éxito competitivo de los animales de pasto con esas características sobre los caballos ramoneadores y los caballos de pasto peor diseñados. En lugar de eso, Gould defiende que esta tendencia es, en realidad, un cambio en la propagación de la variación dentro del linaje de los caballos. El linaje de los caballos solía ser rico en especies, y mostraba un amplio rango de estilos de vida y de tamaños. Pero solo unas pocas especies sobrevivieron, resultando ser de caballos bastante grandes. El caballo medio es ahora más grande porque casi todas las especies de caballos se extinguieron, y los pocos supervivientes resultaron ser bastante atípicos.

Gould cree que se puede contar una historia parecida sobre una característica mucho más drástica de la historia de la vida: el incremento de la complejidad con el paso del tiempo. Hubo un tiempo en el que solo había bacterias, nada más. Luego hubo bacterias y protistas: organismos unicelulares, pero de mayor tamaño y con una estructura más compleja que la de las bacterias. Ahora hay ballenas y secuoyas, arrecifes de coral y tiburones, abejas y sus colmenas, hormigas cortadoras de hojas y sus jardines, y nosotros. Parece ser que

existe una tendencia a que la complejidad vaya aumentando con el paso del tiempo. Gould acepta que existe un sentido en el que esta tendencia es real. Pero, al igual que ocurría con la evolución de los caballos, esta es una forma errónea de ver la historia. Las bacterias siguen existiendo y son inmensamente diversas y numerosas. El cambio, según Gould, se entiende mejor si se ve como un incremento de la variación en la complejidad con el paso del tiempo. La distancia desde el ser vivo menos complejo al más complejo ha aumentado. El fenómeno real que hay que explicar es este incremento de la variación más que la tendencia a aumentar la complejidad media. Según Gould, esa tendencia no existe.

Considerando la argumentación de Gould contra el extrapolacionismo, hay dos aspectos importantes. ¿Son auténticos los patrones de la historia de la vida que Gould asegura haber detectado? Y, ¿muestran estos patrones la existencia de otros mecanismos evolutivos que no sean los que operan a escala de las poblaciones locales?

8

EQUILIBRIO PUNTUADO

En 1972, Gould y Eldredge expusieron la idea de que el registro fósil de la mayoría de las especies no muestra un cambio significativo desde que se identifican por primera vez hasta el momento en que desaparecen. El registro fósil es incompleto. Muchas especies son conocidas solo a partir de algunos estratos, aunque el registro de los invertebrados marinos (y el grupo que es especial para Eldredge es el de los *trilobites*) tiende a ser algo más completo. Además, con algunas espectaculares y famosas excepciones, solo las partes duras de los animales fosilizan, como las conchas, los huesos y los dientes. Así que algunos cambios serían indetectables.

Los huecos que aparecen en el registro fósil hacen que el cambio evolutivo parezca más entrecortado de lo que realmente fue, ya que ejemplares intermedios que sí existieron no se encuentran como fósiles. Además, la aparición y desaparición de ejemplares a medida que vamos analizando los estratos puede ser debida a migraciones en las dos direcciones cuando cambian las condiciones, en lugar de ser debidas a una evolución caprichosa.

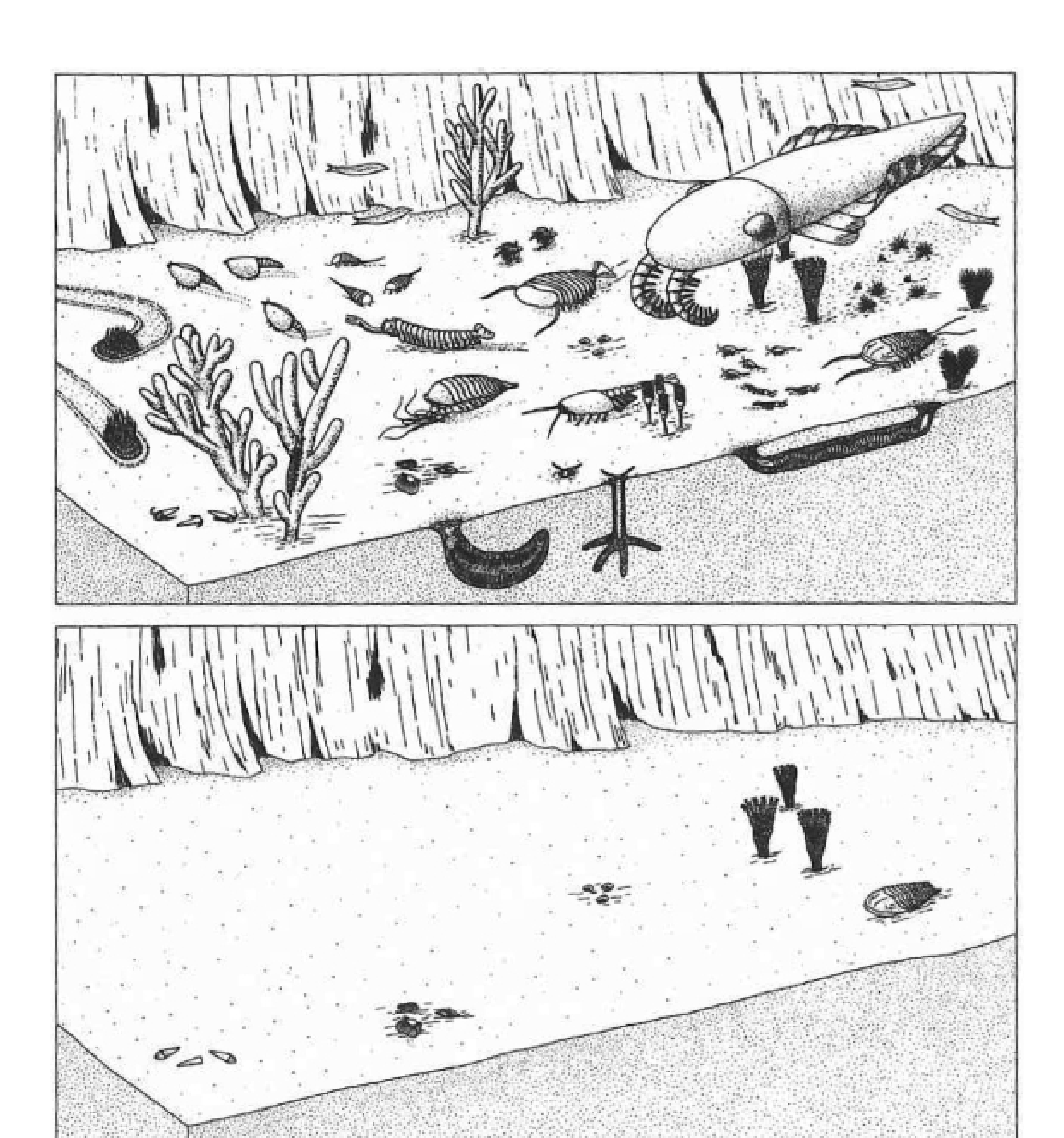


Figura 3. Este diagrama procede del libro de James Valentine *On The Origin of Phyla* (pág. 190), e ilustra los límites del registro fósil. El dibujo superior muestra los organismos de una comunidad que vivía en el lecho marino. El inferior muestra los organismos cuya presencia detectaríamos si todo lo que tuviéramos fueran fósiles de sus partes duras. La diferencia es muy reveladora, especialmente porque esas comunidades del lecho marino son las mejor conservadas en el registro fósil. Por lo que estos dibujos ilustran el mejor de los casos, no el peor.

Aun así, Gould y Eldredge defendieron que la apariencia de estabilidad no era un simple efecto de la discontinuidad y de la imperfección del registro fósil. En la mayoría de casos, esta apariencia de estasis evolutiva refleja la realidad. La mayoría de las especies aparecen relativamente rápido, ya con sus características distintivas, y no cambian significativamente a partir de entonces. No cambian más con el paso del tiempo de lo que lo hicieron inicialmente.

Esta hipótesis ha sido malinterpretada de dos formas importantes. En algunas discusiones tempranas de esa idea, el contraste entre tiempo geológico y ecológico era confuso. Por tanto, se interpretó que lo que defendían Gould y Eldredge era muy radical: las especies se originan más o menos de la noche a la mañana, en un único paso, con todas sus nuevas estructuras presentes. Pero esa era una interpretación errónea. Ocasionalmente, aparecen especies de plantas de esta forma por hibridación entre progenitores de diferentes especies. Pero es realmente inusual que se originen especies animales en una sola generación. Gould y Eldredge están de acuerdo en que las nuevas estructuras casi siempre se ensamblan durante un cierto número de generaciones, en lugar de todas ellas de golpe por una macromutación. La especiación (la separación de un único linaje en dos) dura generaciones. Gould y Eldredge usan el concepto de «rápido» según los estándares de los geólogos. Las especies suelen existir durante unos cuantos millones de años y la resolución del registro fósil es bastante imprecisa. En la mayoría de las circunstancias, un proceso de especiación que dure cincuenta mil años parecería instantáneo. Aunque eso es solo un 2,5% de los dos millones de años, por poner un ejemplo, que duró esa especie. Así pues, una especie que tardó cincuenta mil años en desarrollar su fenotipo distintivo y que desde entonces persistió sin sufrir ningún cambio significativo, encaja sin duda alguna con el modelo de los equilibrios puntuados. Nos daría la impresión de que había aparecido repentinamente y de que desde entonces no había cambiado.

En trabajos posteriores aclararon un segundo malentendido. Al afirmar que las especies, por regla general, no sufren más cambios evolutivos una vez que la especiación está completada, no están

afirmando que no se produzca ningún cambio entre una generación y la siguiente. Los linajes cambian. Pero los cambios producidos entre generaciones no se *acumulan*. En lugar de eso, a lo largo del tiempo, las especies oscilan alrededor de su media fenotípica. El libro de Jonathan Weiner titulado *El pico del pinzón* describe dicho proceso. En los años húmedos, existe una selección a favor de los picos delgados que permiten a los pinzones comer pequeñas semillas blandas. En los años secos, hay una selección hacia picos más robustos, que son los apropiados para romper las semillas más grandes y más duras que son las que hay disponibles durante las sequías. Los años húmedos están intercalados con los secos, así que no se produce una selección direccional a largo plazo. La talla y la forma media de los picos de los pinzones oscilan de un lado a otro. Si este medio ambiente fluctuante persiste a lo largo del tiempo, las especies de los pinzones estarán en estasis, tal como la definen Gould y Eldredge. No se producirá ningún desplazamiento a largo plazo en los fenotipos de los pinzones.

¿Con qué frecuencia se quedan en estasis las especies a lo largo de sus vidas? Esta cuestión sigue abierta, en parte debido a que las especies que encontramos como fósiles constituyen una muestra muy sesgada de las especies que han existido. Obviamente, es mucho menos probable encontrar evidencias fósiles de organismos de cuerpos blandos, especialmente de los de menor tamaño (debido a que los animales pequeños tampoco dejan «huellas fósiles», es decir, fósiles de rastros, pisadas, madrigueras y otros efectos que hayan causado en el ambiente físico). También es mucho menos probable que encontremos restos de organismos especialistas, distribuidos en entornos muy concretos, que de organismos más generalistas cuya distribución es más amplia: también existen sesgos tanto ecológicos como morfológicos a la hora de la futura conservación. De todas formas, parece ser que el consenso general se inclina hacia el lado de Gould: el modelo del equilibrio puntuado parece ser bastante común, es posible que incluso sea predominante. Así pues, aceptemos que la estasis es algo común. ¿Por qué suponer que eso es una mala noticia para la ortodoxia extrapolacionista?

Gould y Eldredge están de acuerdo en que las nuevas estructuras se crean por selección acumulativa durante muchas generaciones. Eso no supone ningún alejamiento de la ortodoxia. Además, el ejemplo de los pinzones de las Galápagos demuestra que podemos explicar la estasis extrapolando los procesos que podemos observar en poblaciones locales. Si sumamos los datos de varios años en las Galápagos, el resultado sería un «movimiento pendular» alrededor de la media del pico del pinzón. Hay otros procesos locales que generan también estasis. Y es que los organismos pueden buscar sus hábitats preferidos a medida que el medio ambiente cambia, en lugar de quedarse y adaptarse *in situ* . El registro fósil del Pleistoceno muestra que la distribución geográfica de muchos animales varió en respuesta a los cambios climáticos, y podemos observar cambios similares en una escala de tiempo humana. Muchas zonas de Australia han pasado de ser boscosas a ser praderas. Como consecuencia, la distribución de muchas especies de las praderas se ha extendido, mientras que la de otras especies se han reducido. Hay muchos más canguros rojos ahora en Australia que los que había cuando llegaron los europeos en 1788. Así que, una vez que el equilibrio puntuado se ha despojado de sus malentendidos radicales, ¿cómo choca esa idea con los ortodoxos neodarwinistas partidarios de la selección génica?

Gould y Eldredge tienen razón al pensar que los procesos que podemos observar en las poblaciones locales no nos cuentan la historia completa. La imagen que nos ofrecen necesita ser completada. El problema no es la estasis, sino la especiación. ¿Cómo pueden los sucesos que ocurren en las poblaciones locales generar especies nuevas? Esta cuestión es esencial en el libro de Eldredge, *Reinventing Darwin,* en el que vuelve a analizar el debate con Dawkins. Al responder a esta pregunta, Eldredge desarrolla una idea de Douglas Futuyama. Su breve respuesta a la anterior pregunta es que habitualmente no lo hacen. Las poblaciones locales cambian, como muestra el ejemplo de los conejos australianos y la mixomatosis. Pero los cambios en una población local son generalmente demasiado frágiles para poder crear una nueva especie. La adaptación a las circunstancias locales, por ejemplo, la adaptación de una población de

impalas a una región particularmente seca, depende generalmente conjuntos de genes. Tales complejos en poblaciones locales son susceptibles de verse sobrepasados, tanto por la existencia de una migración como porque una población se fusione con otra. Las poblaciones locales son de vida corta y sus fronteras son permeables, por lo que el reloj del cambio evolutivo local siempre corre el peligro de ser puesto de nuevo a cero. Los hechos que hacen que la estasis sea fácil de explicar hacen que la especiación sea difícil de describir.

Sin embargo, la especiación es, por supuesto, posible. Aparecen nuevas especies. Hay diferentes ideas de cómo se ha de resolver este rompecabezas. En su trabajo más reciente sobre este tema, Eldredge considera que la especiación es un fenómeno dotado de un umbral. Los pequeños cambios en el ambiente cambian la distribución de las especies: esos cambios separan a algunas poblaciones y reúnen a otras. Solo las grandes perturbaciones imponen tanto el aislamiento como la selección con tanto rigor como para crear nuevas especies. Creo que la idea de que la creación de especies depende de perturbaciones externas más que de interacciones coevolutivas es unilateral, pero cualquier solución se hallará más allá de los sucesos que ocurren en las poblaciones locales que son observables en una escala de tiempo humana. Por ejemplo, Elisabeth Vrba (otra colaboradora de Gould) defiende que los cambios climáticos ocasionales son los responsables de los *pulsos de cambio* . Estos cambios privan a algunas especies de todo su hábitat, razón por la que acaban extinguiéndose. Pero otras especies se fragmentarán. Algunas de sus poblaciones cambiarán su naturaleza; en vez de aislarse parcialmente, o de aislarse brevemente, se aislarán por completo y por largos periodos de tiempo. Más tarde o más temprano, muchos de esos fragmentos aislados se extinguirán. Pero algunos de ellos se transformarán en nuevas especies, ya que los cambios que ocurren dentro de ellas se irán acumulando en lugar de ser eliminados por la fusión con una población más grande.

Puede ser que estos modelos solo sean válidos parcialmente. Pero es probable que, sea lo que fuere lo que explique la transformación ocasional de una población en especies, dependa de hechos climáticos, geográficos o geológicos a gran escala, pero poco frecuentes; hechos

que aíslan poblaciones hasta que el cambio local es inamovible (los conocidos como «ciclos Milankovich», son solo uno de esos mecanismos de aislamiento). Esta es una excepción al extrapolacionismo. No podemos entender la especiación estudiando únicamente el cambio evolutivo en una población local. Las expectativas de una población local de convertirse en una especie incipiente dependen de la forma en la que esa especie se fractura en diversas poblaciones y de las relaciones entre ellas. Por lo que la especiación no es producto únicamente de la acumulación de sucesos en una población local; depende igualmente de la forma en la que la población se integra en un conjunto superior. Aquí hay una ruptura con una versión severa del extrapolacionismo, pero no es una ruptura radical. Dawkins podría aceptarlo, debería y probablemente lo haría; en *El cuento del antepasado* , sostiene una opinión inclusiva sobre los mecanismos de especiación. Después de todo, Ernst Mayr, uno de los arquitectos del Darwinismo contemporáneo, ha mantenido desde hace mucho tiempo una opinión acerca de la especiación que está de acuerdo con lo expresado en estas líneas. Gould exagera un poco la adhesión de la ortodoxia al extrapolacionismo estricto.

El equilibrio puntuado es más importante que el más bien poco generoso trato que le dispensa Dawkins en *El relojero ciego* , ya que lo interpreta como una idea sobre el ritmo de cambio en poblaciones locales. Yo lo veo como una tesis sobre cómo, y bajo qué circunstancias, los cambios locales se transforman en sucesos de especiación. Si estas circunstancias son poco corrientes y si, como Vrba y Eldredge defienden, hay un denominador común entre ellos, entonces la teoría de la especiación es un ingrediente que necesitamos añadir al conjunto de herramientas de los partidarios de la selección génica. Ernst Mayr enseñó a los biólogos evolucionistas que la especiación ocurre solo cuando un fragmento de una especie ancestral se aísla (en la mayoría de los casos, geográficamente) del resto de la población y se diferencia de su antepasado. Vrba y Eldredge añaden a la idea original de Mayr una teoría sobre cuándo es más probable que se produzca tal fragmentación y cuándo tienen esos fragmentos más

probabilidades de sobrevivir en lugar de extinguirse. El equilibrio puntuado pasa a ser, entonces, una idea importante.

9

EXTINCIÓN EN MASA

La extinción es algo normal. Las especies se extinguen como resultado de las interacciones ecológicas locales. El reyezuelo de Stephens vivía solo en (¡sorpresa!) la isla Stephens, y ahora está extinguido como resultado de la interacción entre el reyezuelo y el gato. Otras especies desaparecen como resultado de un desplazamiento competitivo. Otras simplemente han tenido mala suerte, han sido lo suficientemente desafortunadas como para vivir en un volcán que entra en erupción o en un lago que se seca. Estos ejemplos no plantean ningún problema a la idea de que la historia evolutiva de las especies y de sus linajes sea solo una suma de procesos ecológicos locales como los que podemos observar y, de hecho, observamos. Porque es cierto que observamos gatos cazadores, volcanes en erupción y lagos que se secan. Sin embargo, Gould defiende que una gran parte de los linajes extintos no muere por haber sufrido miles de cortes microevolutivos. No se van después de mil lamentos, sino por culpa de una clase de Big Bang. Los linajes principales del árbol de la vida se han extinguido normalmente en periodos de extinciones en masa en los que cambian las reglas del juego evolutivo.

La historia de la vida se divide en eones, eras, periodos y épocas, en gran parte por el contraste en su composición de especies. De esta manera, la división entre el Pérmico y el Triásico, hará unos 260 millones de años, es una de las divisiones más profundas en la historia de la Tierra. Marca el final de la era paleozoica y el comienzo de la mesozoica. En *The Great Paleozoic Crisis,* Douglas Erwin empieza con una instantánea del antes y después de las comunidades típicas de invertebrados marinos a lo ancho de esta frontera. El cambio es dramático. La comunidad pérmica está dominada por animales

filtradores sujetos firmemente a una base. La mayoría de ellos son inmóviles. Hay excepciones: animales móviles como peces, cefalópodos (calamares, pulpos y sus parientes), caracoles y bivalvos (almejas, ostras, mejillones y otros parecidos) son parte de la comunidad pero en un número muy pequeño. Por el contrario, las comunidades mesozoicas están dominadas por animales que se mueven por sus propios medios. La mayoría de los animales fijos del Pérmico, junto a las especies de coral que construyeron los arrecifes sobre los cuales se establecieron los primeros, han desaparecido. El mundo biológico había cambiado masivamente.

Estas divisiones en la historia de la tierra parece que implican la existencia de algunos episodios de grandes masacres. Y es que, si no hubo un suceso particular, un *asesino específico,* ¿por qué estarían correlacionadas las muertes en, por ejemplo, el linaje del caracol (los gasterópodos) con las de las estrellas de mar y los erizos de mar (los equinodermos) o con los reptiles terrestres? La propia organización de la historia geológica parece presuponer la existencia de una diferencia auténtica entre biotas sucesivas, una diferencia con una causa relativamente unificada. De ser así, las extinciones masivas deben tener una profunda importancia, puesto que remodelan el árbol de la vida. En estos episodios, los *clados* mayores (especies fundadoras y todos sus descendientes) desaparecen. Los trilobites desaparecieron en la extinción del final del Pérmico y los amonites nunca se han encontrado más allá de la frontera Cretácico-Terciario. Pero incluso esos clados que sobreviven suelen quedar profundamente alterados. Erwin señala que, aunque los linajes de los equinodermos y de los caracoles sobrevivieron a la crisis del Paleozoico, solo unas pocas especies de cada uno de ellos sobrevivieron. Su diversidad se redujo profundamente, y esa reducción en la diversidad marcó el resto de la historia de estos grupos. Un linaje de dinosaurios, las aves, sobrevivió a la gran extinción del Cretácico-Terciario. Pero, mientras que las aves constituyen un grupo diverso y rico (existen alrededor de diez mil especies vivas), no recuperaron el territorio biológico que dejaron vacante sus parientes extintos. Una fauna moderna puede ser rica en caracoles, pero lejos de ser como la fauna de caracoles del Paleozoico.

Algunos linajes supervivientes nunca recuperaron su antiguo esplendor; tal como lo expresa David Jablonski con su inolvidable frase: «son clados muertos vivientes». En resumen, según el punto de vista de Erwin, la crisis Paleozoica remodeló toda la historia de la vida, y lo mismo parece ser válido para las demás extinciones en masa que eliminaron los grupos más importantes por entonces de los ecosistemas del mundo.

Como es habitual, estos temas no son tan sencillos. Los trilobites desaparecieron para siempre al final del Pérmico. Pero la diversidad del linaje del trilobite ya había disminuido drásticamente antes del desastre. Es posible que su extinción empezara antes del final del Pérmico. J. David Archibald, en su libro *Dinosaur Extinction and the End of an Era* , mantiene un punto de vista parecido respecto a los dinosaurios, defendiendo que tanto su distribución como su diversidad biológica ya se habían reducido antes del final del Mesozoico. Si esta línea de pensamiento es correcta, y la extinción en masa simplemente aceleró un proceso que ya estaba en marcha, entonces no marcan una gran diferencia a largo plazo. Si los efectos de la extinción en masa son selectivos, y las especies peor adaptadas son las que tienen más posibilidades de extinguirse, las crisis mayores (periodos en los que muchas especies mueren) podrían simplemente acentuar tendencias evolutivas ya en marcha. En una serie de libros (uno de los más recientes, *Nature: An Economic History*), el distinguido paleobiólogo Geerat Vermeij afirma que la historia básica de la vida es una carrera armamentista entre depredadores y presas. En ese modelo, las extinciones estarían impulsadas principalmente por los procesos que observamos localmente: los mejores competidores eliminan a los menos efectivos. David Raup lo llama modelo del *juego justo* de la extinción en masa.

Al evaluar el modelo del juego justo, es importante tener en cuenta la naturaleza y la duración de los episodios de extinción en masa. No hay prácticamente ninguna duda de que la Tierra fue alcanzada por un objeto masivo extraterrestre más o menos cuando se estaba produciendo la extinción en masa del Mesozoico. Muchos piensan que fue el impacto lo que causó las extinciones. Si es cierto que los

cambios que provocaron las extinciones son auténticamente repentinos en un margen de tiempo ecológico, como lo serían los cambios climáticos catastróficos causados por un impacto), entonces los aspectos selectivos de la extinción serían muy inverosímiles. Y es que la supervivencia de las especies dependería del conjunto de características biológicas que tenían en el momento del cambio; tanto si fueran afortunadas como desafortunadas. Pero, si los episodios de extinción en masa duran millones de años, la extinción puede ser entonces sensible a la respuesta evolutiva del linaje. Cuanto más estructurada, gradual y difuminada a lo largo del tiempo sea una extinción en masa, más probabilidad hay de que la distinción entre la extinción en masa global guiada por los acontecimientos y la extinción de fondo sea una diferencia de grado, no de clase. Se ha sugerido recientemente que algunos episodios de extinción en masa no son consecuencia en absoluto de crisis externas, sino que reflejan una reducción paulatina en el ritmo de nacimiento de nuevas especies. Las especies se extinguen, pero por razones que tienen que ver con aspectos rutinarios: cambio climático, competición, mala suerte puntual. Si, solo si, los episodios de extinción en masa son rápidos y discontinuos respecto a los sucesos que los rodean, entonces sí que tendrán efectos evolutivos distintivos. Cambiarán, puede que profundamente, la historia de la vida. En eso consiste exactamente la hipótesis de Gould. En *La estructura de la teoría de la evolución* , defiende que son «más frecuentes, más rápidos, más intensos y difieren más en sus efectos» de lo que habíamos supuesto.

Este tema se ha debatido con más fuerza en lo respectivo a la desaparición de los dinosaurios. Nadie duda ya de que hubo un impacto de un meteorito en la frontera entre el Cretácico y el Terciario. Pero se sigue debatiendo acerca de su importancia. Después de todo, si eso fue lo que pasó, ¿por qué los cocodrilos, las tortugas e incluso las ranas lo superaron relativamente ilesos? Una línea de pensamiento sugiere que los amonites, junto a los dinosaurios (excepto los que dieron lugar a las aves), pterosaurios, pliosaurios y otros reptiles marinos habían disminuido considerablemente en su diversidad y distribución antes del impacto. Quizás alguno de estos

grupos ya estuviera extinto, y eso querría decir que la extinción del Cretácico-Terciario aceleró el proceso. Hizo que pareciera que acontecimientos que habían estado ocurriendo durante millones de años hubieran ocurrido en un instante geológico. En el caso de los dinosaurios, puede que el meteorito solo asestara el golpe definitivo a un grupo que ya estaba desapareciendo. Otros defienden que los grandes clados que no consiguieron llegar al Terciario gozaban de buena salud antes de que la catástrofe imprevisible sorprendiera a su mundo.

El punto de vista según el cual las extinciones en masa básicamente acentúan procesos que ya están ocurriendo no puede ser la única verdad. Los cambios que imponen las extinciones en masa son demasiado amplios. Eso es particularmente cierto al hablar de la catástrofe que golpeó a la vida al final del Pérmico. Puede que más del 90% de las especies animales que vivían se extinguieran, y esto pudo producirse a una gran velocidad, no solo geológica, sino también ecológica, empezando con las erupciones masivas de volcanes en Siberia. Eso es lo que defiende Michael Benton en *When Life Nearly Died* . La extinción a esta escala debió causar reorganizaciones fundamentales de la vida. Si es así, no podemos entender toda la historia de la vida mediante la proyección, a escala más grande, de procesos que vemos que operan en poblaciones locales. Las extinciones en masa no son solo malas noticias a nivel local aumentadas a una escala mayor. Además, Gould, recurriendo al trabajo de David Raup, defiende que hay un régimen evolutivo distintivo que opera en los periodos de extinción en masa. No son casinos en los que solo rige el azar. Hay principios que nos permitirían elegir ganadores y perdedores. El juego tiene reglas pero son reglas diferentes a las de los tiempos habituales. La magnitud de la convulsión sufrida en la frontera entre el Pérmico y el Triásico, y el ritmo que siguió a esa convulsión en el Cretácico-Terciario (si el impacto fue importante), hacía poco probable que el juego fuera justo. Recordemos que la adaptación es a un medio ambiente específico. Si intercambiamos el medio ambiente, por ejemplo, soltando un oso polar repentinamente en el desierto, e incluso si la especie está

magníficamente adaptada a su medio ambiente previo, estará en serios apuros en el nuevo. Por lo tanto, tal como dice Raup, la extinción era probablemente innecesaria. La supervivencia de las especies no es al azar, pero las propiedades de las que depende la supervivencia no son adaptaciones al peligro amenazante de la extinción en masa. Si el impacto de un meteorito provocara un invierno nuclear, la capacidad de permanecer en letargo aumentaría las posibilidades de sobrevivir. Pero la capacidad de hibernación no es una adaptación al peligro del impacto de meteoritos. La capacidad de permanecer en letargo es una característica de los organismos individuales pero una gran parte de las características importantes relativas a la supervivencia o a la extinción habrían sido propiedades de las especies mismas. Especies con amplias distribuciones geográficas, con amplias tolerancias a los hábitats, cuyos ciclos de vida no las atan estrechamente a un tipo en particular de comunidad, todas ellas tendrán una mayor posibilidad de conseguirlo. Por lo menos es una suposición aceptable, ya que probar estas sugerencias de forma empírica resulta una tarea muy difícil. En cualquier caso, Gould defiende que la supervivencia y la extinción a través de periodos de extinción en masa implican alguna clase de selección de especies. Si es así, las extinciones en masa son doblemente importantes. Reestructuran la historia de la vida, y lo hacen en parte a través de un tamiz, un filtro, no visible en las poblaciones locales de las comunidades locales. Y es que los filtros en las comunidades locales son sensibles a las propiedades de los organismos, no de las especies. Por eso, Gould vincula sus opiniones sobre el papel de las extinciones en masa en la evolución a otra de sus ideas, una de la que ya hemos hablado. Según él, la selección no solo actúa sobre los organismos individuales, lo hace sobre los colectivos que forman los organismos. Según Gould, uno de esos colectivos son las especies. Sospecha (pero no afirma haberlo demostrado) que los patrones de supervivencia en las extinciones en masa están profundamente influidos por las propiedades de las especies. Lo que parece pura mala suerte si nos fijamos únicamente en las propiedades de los organismos individuales, sería predecible si ampliáramos nuestra observación y nos centráramos en la especie en su conjunto.

La idea de que son las especies las que son seleccionadas es interesante y provocadora pero también resulta muy problemática. Gould reconoció que no disponemos de estudios bien diseñados: no hay ejemplos de patrones claros que tengan en cuenta únicamente la hipótesis de la selección de especies. No hay buenos ejemplos que demuestren que esa idea es correcta. Ni siquiera está claro que pudiera funcionar. Es cierto que, si el equilibrio puntuado constituye un patrón dominante de la historia de la vida de una especie, esta tiene un nacimiento y una muerte identificables. También existen, como hemos visto, macropropiedades a nivel de especie, y estas también pueden marcar una diferencia en las expectativas de la especie a la hora de sobrevivir a los peligros de la extinción. Pero es posible que esas macropropiedades no las hereden las especies hijas. Las especies ancestrales de pinzones que vivían en las Galápagos y que se convirtieron en los pinzones de Darwin tuvieron una amplia distribución geográfica y toleraron un amplio conjunto de condiciones (si no fuera así, nunca habrían llegado y sobrevivido). Muchas de sus especies hijas tienen formas de vida altamente especializadas y distribuciones geográficas reducidas. Los pinzones individuales se siguen pareciendo bastante a su antepasado, pero las macropropiedades de las especies descendientes no se parecen a las de su antepasado.

Si esto es cierto y habitual, no puede producirse ninguna selección significativa sobre las propias especies. La selección y la evolución requieren la existencia de una población de individuos que compiten, que se reproducen y cuyas eficacias biológicas son diferentes. Hemos visto que cuando pensamos en macropropiedades, propiedades a nivel de especie, es posible que las especies no las transmitan. Además, es posible que las diferencias biológicas entre especies no tengan consecuencias evolutivas, dado que la eficacia biológica y el éxito no son lo mismo. El éxito y el fracaso de los organismos individuales no siempre son el resultado de su eficacia biológica. Una parte de la mortalidad es consecuencia de accidentes desgraciados más que de enfermedades, y algunos animales son fecundos por haber gozado de buena fortuna, a pesar de que su diseño sea imperfecto. Utilizando la

terminología biológica, podemos decir que la eficacia biológica real no siempre coincide con la eficacia biológica esperada. El diseño más eficaz es el que, como promedio, resulta beneficiado. Sus posibilidades se incrementan con el número de intentos, al igual que las probabilidades de que nos salga cara al lanzar una moneda aumentan con el número de lanzamientos. Sacar tres caras no es tan improbable; más de treinta implicaría que hacemos trampas. Con esto quiero decir que, en una población pequeña, la suerte importa más. Habrá menos versiones de cada diseño y, por eso, una mayor probabilidad de que el mejor diseño muera por algún accidente desafortunado. El número de especies en un clado es pequeño en comparación con el número de organismos de una especie, por lo que las extinciones debidas a la mala suerte y las supervivencias consecuencia de la buena suerte son frecuentes e importantes. Incluso las pequeñas diferencias en la eficacia biológica suelen tener su importancia en el mundo de los organismos, ya que, a menudo, el tamaño de la población es grande y las diferentes variantes dentro de la especie se enfrentan a la selección durante muchas generaciones. Las diversas variedades que viven dentro de una población son puestas a prueba repetida y frecuentemente. Eso no se puede decir de las poblaciones de especies, incluso a pesar de que estas transmitan sus propiedades.

En resumen, Gould cree que la extinción en masa es importante si existe una diferencia cualitativa entre la extinción en masa y la extinción de fondo y, si no fuera así, los grupos mayores que desaparecieron habrían sobrevivido. Aunque difícil de probar, esa afirmación parece convincente. Gould añade un elemento opcional: la idea de que las propiedades al nivel de especie determinan en parte la supervivencia, por lo que los periodos de extinción en masa son etapas de selección de especies. Una vez más, esa es una conjetura creíble, pero está a la espera de ser confirmada claramente.

10

LA VIDA EN EL CÁMBRICO

La sabiduría tradicional da importancia a la naturaleza gradual del cambio evolutivo. Nuevos órganos —sistemas circulatorios, redes nerviosas, extremidades y tentáculos, órganos de percepción— se ensamblan poco a poco durante innumerables generaciones. Así hay nuevas formas de organizar tejidos y órganos en animales funcionales. A este respecto, Dawkins es un fiel seguidor de la ortodoxia. No deja de recordarnos con asiduidad que el poder de la selección para construir nuestra exquisita e intricada biota depende de su actividad lenta y gradual. Cada criatura viviente es un triunfo sobre la casualidad. Ningún proceso al azar, ningún huracán soplando sobre un almacén de chatarra podría construir nada tan completamente improbable como una pulga o un gorgojo. Cada diseño orgánico es una victoria sobre lo improbable, y cada victoria se consigue poco a poco e inconscientemente. El monte improbable se asciende por los caminos más suaves y moderados.

Esta versión convencional de la historia parece toparse con un hecho desagradable. Hace unos 543 millones de años, al inicio del Cámbrico, la fauna de Ediacara desapareció. Había animales vivos, ya que se han encontrado fósiles de esa época de enigmáticos animales pequeños con concha. Además, hay rastros fosilizados y madrigueras, lo que demuestra que algo se movía por esos antiguos lechos oceánicos. Pero, hasta donde sabemos, a partir de las evidencias fósiles, la diversidad de la vida animal al inicio del periodo cámbrico era muy limitada. A mediados del Cámbrico, hará unos 520 millones de años, la vida animal era rica y diversa. Esa diversidad queda patente de forma espectacular en los fósiles de Chengjiang, China. Son tan espectaculares como los de la fauna de Burgess Shale, y bastante

más antiguos. Por lo que el registro fósil parece mostrar que la mayoría de los principales grupos animales aparecieron de forma simultánea. En la «explosión cámbrica» encontramos gusanos segmentados, gusanos aterciopelados, estrellas de mar y organismos parecidos, moluscos (bivalvos, caracoles, calamares y sus parientes), esponjas, braquiópodos y otros animales con concha; aparecieron todos a la vez, con sus organizaciones básicas, sus sistemas de órganos y sus mecanismos sensoriales ya operativos. No encontramos prototipos primitivos de, por ejemplo, estrellas de mar o de trilobites. Es más, no encontramos los antepasados comunes de esos grupos. Los animales pluricelulares probablemente sean un clado monofilético: una especie ancestral única que dio origen a todos y cada uno de los animales. Los grupos modernos surgieron a partir de ese antepasado común. Así que, por ejemplo, tuvo que haber existido en este grupo un único linaje de animales que fueron los antepasados de los llamados «deuteróstomos». Nosotros somos deuteróstomos (igual que todos los cordados), como las estrellas de mar y sus parientes y un extraño grupo de gusanos (los enteropneustos o gusanos bellota) y sus parientes. Los deuteróstomos comparten un patrón de desarrollo embrionario común y distintivo en sus etapas iniciales además de un conjunto de similitudes genéticas. Así que parece claro que existió un único linaje que tuvo a este grupo diverso y poco común como descendiente. Pero no se ha encontrado ningún posible candidato en el registro fósil.

Esta abrupta y explosiva radiación adaptativa del Cámbrico parece ser única. Parece que las plantas han surgido de forma más gradual. Las plantas con flores aparecieron después de las gimnospermas, y las gimnospermas fueron precedidas por linajes de plantas más tempranos, algunos de los cuales están completamente extinguidos en la actualidad. Tampoco hubo una radiación similar cuando los animales invadieron la tierra. La tierra seca, e incluso la tierra bastante húmeda, proveyó un espacio ecológico vacío para los primeros animales que pudieron adaptarse a vivir fuera del agua. Pero la colonización de la tierra no supuso ninguna proliferación de formas completamente nuevas de construir un animal. Los artrópodos

continuaron siendo artrópodos reconocibles; y los caracoles, caracoles. Los vertebrados conservaron la organización básica de los vertebrados. Los gusanos también siguen pareciendo gusanos, y son un ejemplo de todos estos grupos que adquirieron las adaptaciones especiales necesarias para la vida en un espacio seco. Así que quizás la evolución funcionó por entonces bajo reglas diferentes. Como veremos, Gould se inclina a creerlo.

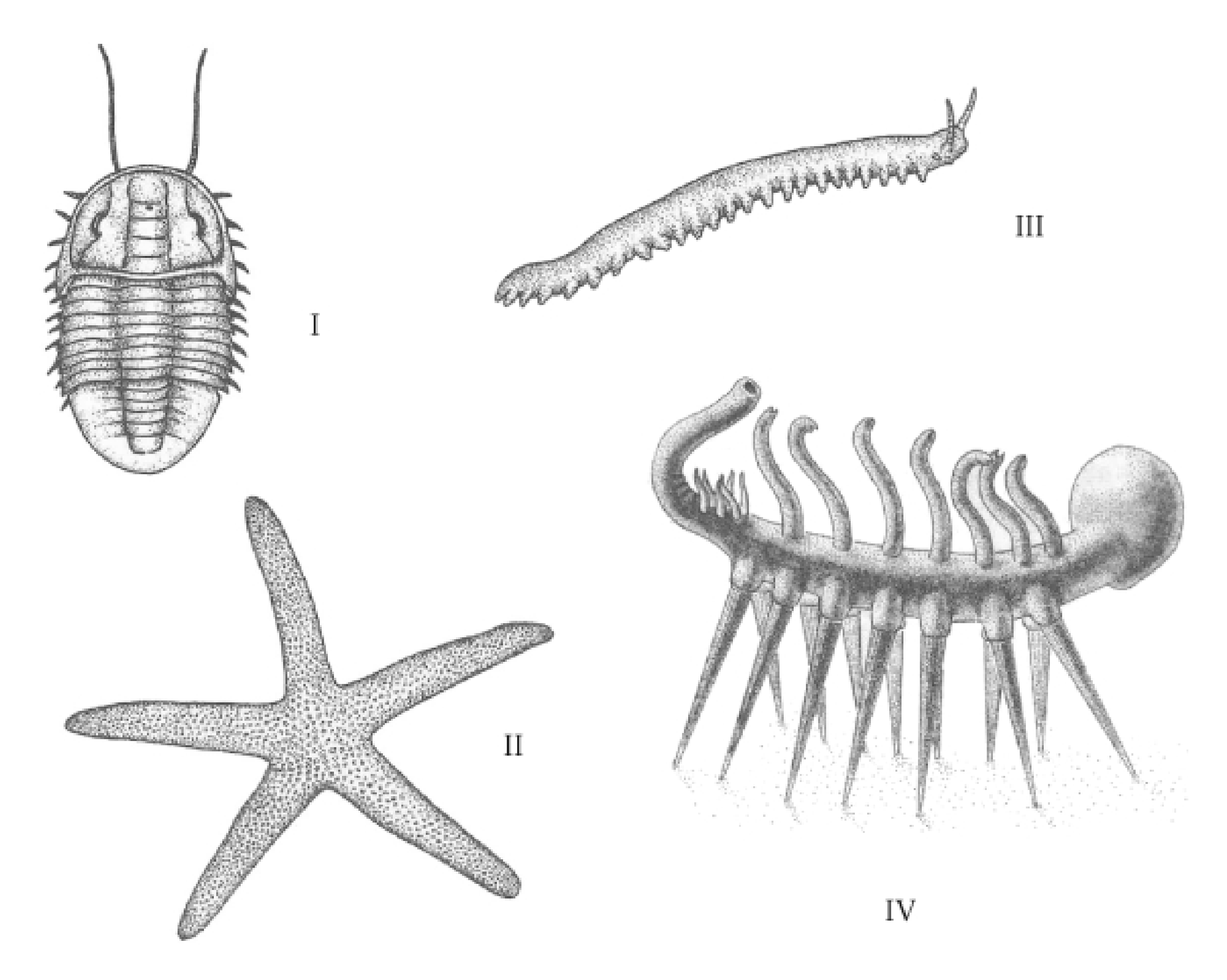


Figura 4. Los trilobites (i) son artrópodos, las estrellas de mar (ii) son equinodermos y los gusanos aterciopelados (iii) son onicóforos. Los artrópodos, los equinodermos y los onicóforos son linajes vivos, razón por la cual el descubrimiento de antiguos miembros de esos linajes que vivieron en el Cámbrico no causó sorpresa alguna, incluso a pesar de que ya no se encuentran onicóforos en el océano. Sin embargo, si mira entre la madera podrida de algún árbol en Nueva Zelanda, tendrás muchas probabilidades de encontrar uno. Hallucigenia (iv), uno de los primeros ejemplos de extraordinaria disparidad que utilizó Gould, resultó ser, erróneamente, un gusano aterciopelado. Como él, tanto el trilobite como la estrella de mar son animales «regulares». Los trilobites ya no existen, aunque abundan en el

registro fósil. Pero son parientes de unos artrópodos marinos vivos, los cangrejos, langostas y otros crustáceos. Las estrellas de mar (cuando uno se detiene el tiempo suficiente a pensar en ello) son realmente extrañas, con su simetría pentagonal y sus extraños sistemas de circulación y locomoción. Pero nos resultan familiares. Otros fósiles del Cámbrico son restos de animales mucho más extraños. (Fuentes: i, ii, iii: C. Tudge, *The Variety of Life,* Oxford University Press, 2000; iv: Dibujado por Marianne Collins, en S. J. Gould, *La vida maravillosa* , Barcelona, Crítica, 1991).

Una alternativa es argumentar que la «radiación explosiva del Cámbrico» de vida animal es una ilusión generada por la falta de fósiles anteriores precámbricos que hayan sobrevivido hasta nuestros tiempos. Darwin y muchos de sus sucesores supusieron que la aparición de los animales solo *parecía* explosiva. Piensan que la primera aparición de los animales pluricelulares en el registro fósil fue precedida por una larga historia de evolución oculta. Esa sigue siendo una opción válida. Existen embriones fósiles de animales de China que tienen una antigüedad de unos 570 millones de años. Además, existen muchos linajes de animales que no han dejado ningún fósil: James Valentine nos recuerda que hay doce filos que no están presentes en el registro fósil. Si los primeros animales eran pequeños y con cuerpos blandos, pudieron haber vivido durante millones de años sin dejar rastros que podamos detectar (por supuesto, seguiría siendo un misterio por qué siguieron siendo tan pequeños y discretos durante tanto tiempo). Además, existen, por supuesto, fósiles de animales precámbricos, los ediacáricos que vimos en el capítulo 1. Reciben ese nombre por el primer lugar en el que se encontraron y en el que fueron reconocidos como las bestias extrañas que parece que fueron. Y es que, poco después de la Segunda Guerra Mundial, los fósiles de animales precámbricos se descubrieron por primera vez en Ediacara, en el sur de Australia. Posteriormente se ha demostrado que esta fauna de Ediacara estaba presente por todas partes. Así que había vida animal antes del Cámbrico. Sin embargo, la relación entre la fauna de Ediacara y la del Cámbrico siguen siendo confusa. Existe una opinión (que es la que respalda Gould) que dice que no hay relación. La fauna de Ediacara fue un experimento fallido en la historia de la vida; una rama del árbol de la vida que se extinguió completamente antes del Cámbrico o durante él. Los animales de Ediacara no fueron los

antepasados de los animales cámbricos y, por lo tanto, su existencia no alarga la franja de tiempo de la evolución animal hasta el Precámbrico.

Los fósiles de Ediacara no son la única razón que hace sospechar de la existencia de una historia oculta que preceda a la explosión cámbrica. Las últimas décadas han vivido el desarrollo de métodos moleculares para estimar el tiempo en el que dos linajes divergen. Cuando, por ejemplo, el linaje de los gusanos aterciopelados divergió del de los artrópodos, cada linaje heredó su material genético del último antepasado común. Una vez que los linajes empezaron a evolucionar independientemente, su material genético empezó a diferenciarse. Si podemos medir cuán grande es esa diferencia y averiguar el ritmo al que se han ido separando, podemos calcular cuándo vivió el último antepasado común. La idea es comparar un segmento de ADN en el linaje del gusano aterciopelado con un tramo equivalente en un artrópodo y medir hasta qué punto divergen uno de otro. Si la tasa de divergencia puede ser calibrada en linajes con un registro fósil rico y detallado, podemos tener una estimación del tiempo en el que vivió el último antepasado común de los gusanos aterciopelados y de los artrópodos. Además, podemos utilizar la técnica de los *relojes moleculares* para los linajes que no tienen presencia en el registro fósil. Así es como sabemos que los filos que no tienen fósiles también son antiguos. Esta técnica presenta muchas dudas potenciales. Depende de una cuidadosa calibración de la tasa de cambio de los genes. También depende de una cuidada selección de los genes que utilizarán. Por ejemplo, supongamos que tuviéramos que escoger los genes que codifican para las redes neuronales de los dos animales. Si esos genes han estado sujetos a una fuerte selección en, por ejemplo, los artrópodos, entonces esa selección habrá producido un cambio genético. Los genes fabricantes de neuronas en los artrópodos se habrán diferenciado bastante de sus homónimos en los gusanos aterciopelados. Si la selección en los artrópodos ha sido más intensa que en el linaje que hemos utilizado para calibrar el reloj molecular, sobrestimaríamos lo lejos en el tiempo que está la divergencia de los dos linajes.

La fuerza de la selección y, por lo tanto, el ritmo del cambio que causa, puede, obviamente, cambiar a lo largo del tiempo y entre linajes. Por lo tanto, estas incertidumbres pueden reducirse escogiendo genes que no han cambiado por causa de la selección. Muchos genes son silenciosos, no codifican para ninguna proteína. Un cambio en un gen silencioso no tiene ningún efecto sobre el fenotipo de un organismo. Tales mutaciones se dice que son «neutrales» y no son visibles para la selección. Lo mismo es cierto para los cambios causados en un gen que no producen ninguna diferencia en la proteína que dicho gen codifica. Esos cambios son posibles porque el código gen-proteína es redundante. La maquinaria productora de proteínas lee las secuencias de ADN en grupos de tres bases y, muy a menudo, un cambio en la tercera posición no produce ningún cambio en la proteína que se fabrica. La presunción general con respecto a los relojes moleculares es que la tasa de cambios neutrales no varía mucho entre los linajes o con el paso del tiempo; esto se basa en la idea de que los mecanismos que copian los genes y corrigen los errores son muy antiguos y están muy bien conservados, las versiones heredades son muy parecidas en todos los linajes de los que estamos analizando su evolución. Así que podemos confiar más en los relojes moleculares escogiendo genes silenciosos o genes que codifican para características de los organismos cuya conservación es muy elevada; por ejemplo, para funciones muy básicas del metabolismo, comunes a todos los animales. Ningún gen silencioso o muy conservado cambiará como resultado de la selección. Una segunda manera es usar un número determinado de secuencias de ADN, no simplemente una. Si dos, tres o más relojes diferentes dan todos ellos fechas similares de divergencia, podemos estar mucho más seguros de que puedan ser correctos.

Al principio, las fechas deducidas para los principales linajes animales obtenidas gracias a los relojes moleculares resultaron bastante sorprendentes. Los relojes moleculares indicaron que los antepasados comunes de los principales linajes animales vivieron cientos de millones de años antes del Cámbrico. El último antepasado común de, por ejemplo, el linaje de los trilobites y del linaje de los

platelmintos debió vivir hará unos ochocientos millones de años. A pesar de las incertidumbres derivadas de los relojes moleculares, está cada vez más claro que el primer filo animal registrado en el Cámbrico sí que tuvo una historia evolutiva oculta. El último antepasado común del filo animal vivió mucho tiempo antes del Cámbrico. Aunque, más recientemente, las dataciones moleculares y los procedentes de los fósiles han sido menos diferentes. Los que han revisado las dataciones más antiguas aseguran que para obtener esos datos se ha utilizado el registro fósil de los vertebrados para calibrar el reloj, y que los vertebrados y sus genes evolucionaron lentamente, razón por la que las fechas que han utilizado esas calibraciones eran todos muy antiguas. Todo este tema sigue siendo muy controvertido, y todavía no se ha dicho la última palabra. Aunque, en líneas generales, es justo decir que las técnicas más recientes han reducido las diferencias existentes entre los datos moleculares y los procedentes de los fósiles.

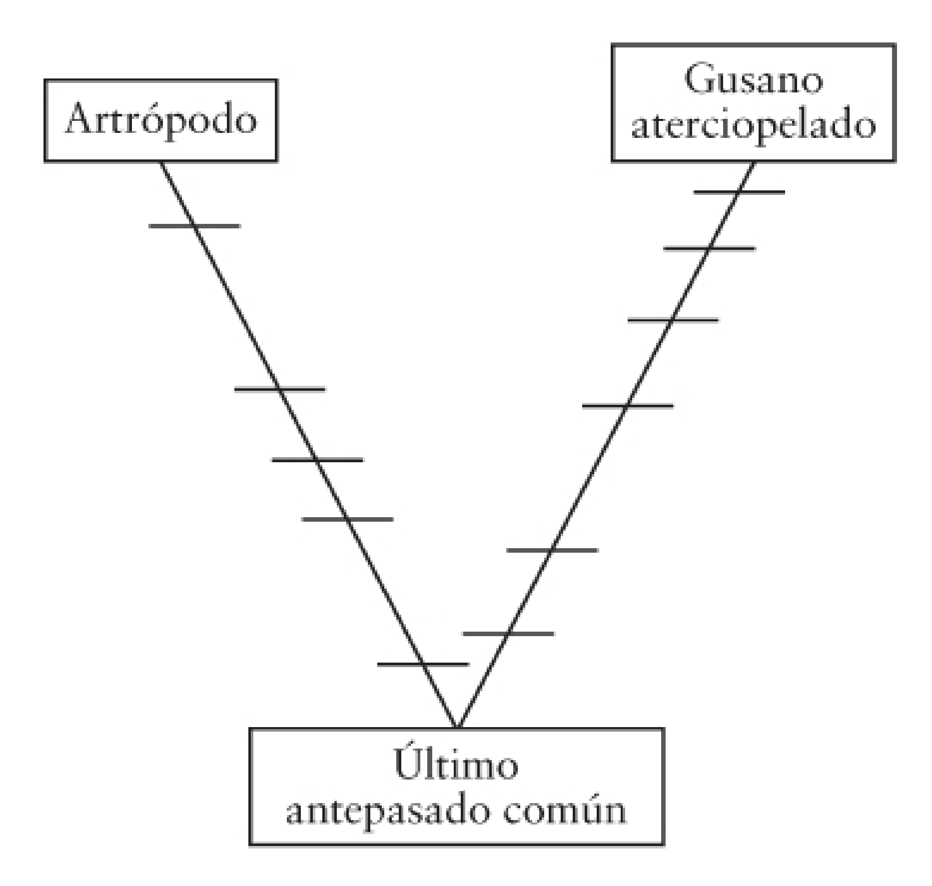


Figura 5. Una historia en la que las morfologías distintivas de los linajes del gusano aterciopelado y de los artrópodos se han construido paso a paso a partir del momento de la divergencia inicial.

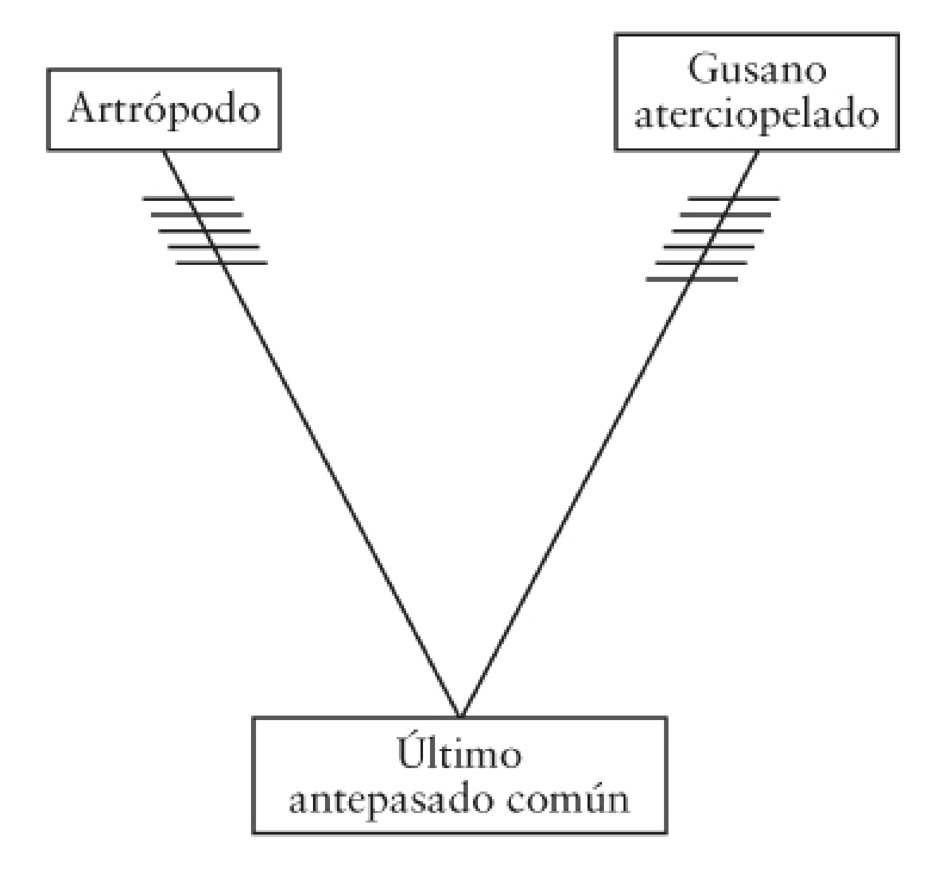


Figura 6. Una historia en la que las morfologías distintivas de los linajes del gusano atercipelado y de los artrópodos se han desarrollado en un rápido estallido, tiempo después de la divergencia inicial. (Los artrópodos y los gusanos aterciopelados son parientes, y ambos son segmentados, pero probablemente no sean los parientes más cercanos: su último antepasado común también habría sido antepasado de otros linajes animales).

Sin embargo, aunque las dataciones más recientes que proporcionan los relojes moleculares sitúan los orígenes de las ramas más profundas del árbol de la vida animal (en el que las esponjas y las medusas se bifurcan de los primeros animales) en hace más de seiscientos millones de años y en el Precámbrico bastante avanzado. Gould acepta esto, pero señala correctamente que sigue siendo posible que la explosión del Cámbrico fuera realmente explosiva. Y es que necesitamos distinguir entre el origen de un linaje y la evolución de su organización corporal y de su papel ecológico distintivos. El reloj molecular (cuando todo funciona bien) data el origen. Los fósiles nos ofrecen la propagación geográfica y la morfología. La divergencia de dos linajes es una cosa, la adquisición de su organización distintiva y de su equipamiento es otra. En las figuras 5 y 6 , las líneas

horizontales indican cambios evolutivos en los linajes. Así pues, la figura 5 representa una historia en la que esas morfologías distintivas se construyen paso a paso a partir del momento de la divergencia inicial. Por otro lado, la figura 6 representa una historia evolutiva en la que los linajes del gusano aterciopelado y de los artrópodos divergen en un pasado remoto, pero desarrollan sus morfologías distintivas en un rápido estallido evolutivo mucho después de su divergencia inicial. Gould señala que los datos de los relojes moleculares no pueden decidir entre estas dos posibilidades.

Además, Gould defiende que el registro fósil apoya la idea de un modelo en el que los linajes se separan mucho antes de que evolucionen sus morfologías distintivas. Eso explica la falta de fósiles de protoartrópodos en el Precámbrico. En conclusión, la hipótesis de la «historia oculta» sigue siendo una opción abierta, pero lo mismo pasa con la conjetura de Gould que dice que la explosión Cámbrica fue genuinamente explosiva en lugar de una ilusión generada por una conservación incompleta. La evolución al inicio del Cámbrico debió ser especialmente rápida. Es posible que la competición fuese débil en un mundo vacío. Tal vez los programas de desarrollo de los primeros animales fueran más abiertos (menos restringidos) y así se pudo generar más variación.

Las ideas de Gould acerca de la rapidez de la radiación al inicio del Cámbrico constituyen las menos controvertidas de sus afirmaciones acerca de esta época de la vida. Y es que piensa que las pruebas recientes acerca de la fauna del Cámbrico derriban nuestra concepción clásica de la historia de la vida, una visión según la cual la vida se vuelve más diversa y mejor adaptada con el transcurso del tiempo. Tal como él lo ve, un descubrimiento extraordinario hecho en los primeros años del siglo XX derribó esa concepción. El descubrimiento fue el de la fauna de Burgess Shale; un descubrimiento extraordinario porque en Burgess Shale no solo se conservaron trozos de conchas y huesos, sino también estructuras blandas. Así que nos brindó un registro de criaturas sin partes duras, criaturas de las que de ninguna otra manera se habría sospechado su existencia. Y revela mucho más que lo que normalmente conoceríamos de esas criaturas con partes

duras. Más recientemente, se descubrieron otros dos yacimientos cámbricos: Chengjiang, en China, y la formación Sirius Passet, en Groenlandia. Ambas son bastante más antiguas que los fósiles de Burgess; el yacimiento chino tiene unos 522 millones de años de antigüedad y la formación de Groenlandia está datada en unos 518 millones de años. Burgess Shale tiene unos 505 millones de años de antigüedad. Estos sitios más antiguos contienen una fauna rica y diversa, por lo que son muy importantes para respaldar la idea de que la radiación fue verdaderamente explosiva. Pasaron casi 40 millones de años entre el inicio del Cámbrico y la aparición de la fauna de Burgess Shale. En 40 millones de años, la evolución tiene mucho tiempo para actuar.

Charles Walcott, el distinguido paleontólogo estadounidense, descubrió los fósiles de Burgess Shale, pero interpretó que estas criaturas eran simples versiones de tipos bien conocidos de animales. Durante la década de 1980, esta interpretación sufrió una revisión radical. Se sugirió que muchos de los animales de Burgess Shale eran radicalmente distintos a cualquier ser viviente. Algunos se podían reconocer como artrópodos. Pero no eran miembros de ninguno de los cuatro grandes grupos de artrópodos: arañas y semejantes; trilobites; cangrejos, langostas y animales similares; o insectos y animales parecidos. Por lo que esa idea siguió adelante, el Cámbrico no solo fue testigo de la invención de los artrópodos (animales segmentados, con extremidades articuladas, cubiertos de exoesqueleto), sino también de muchas más clases de artrópodos de los que han sido vistos desde entonces.

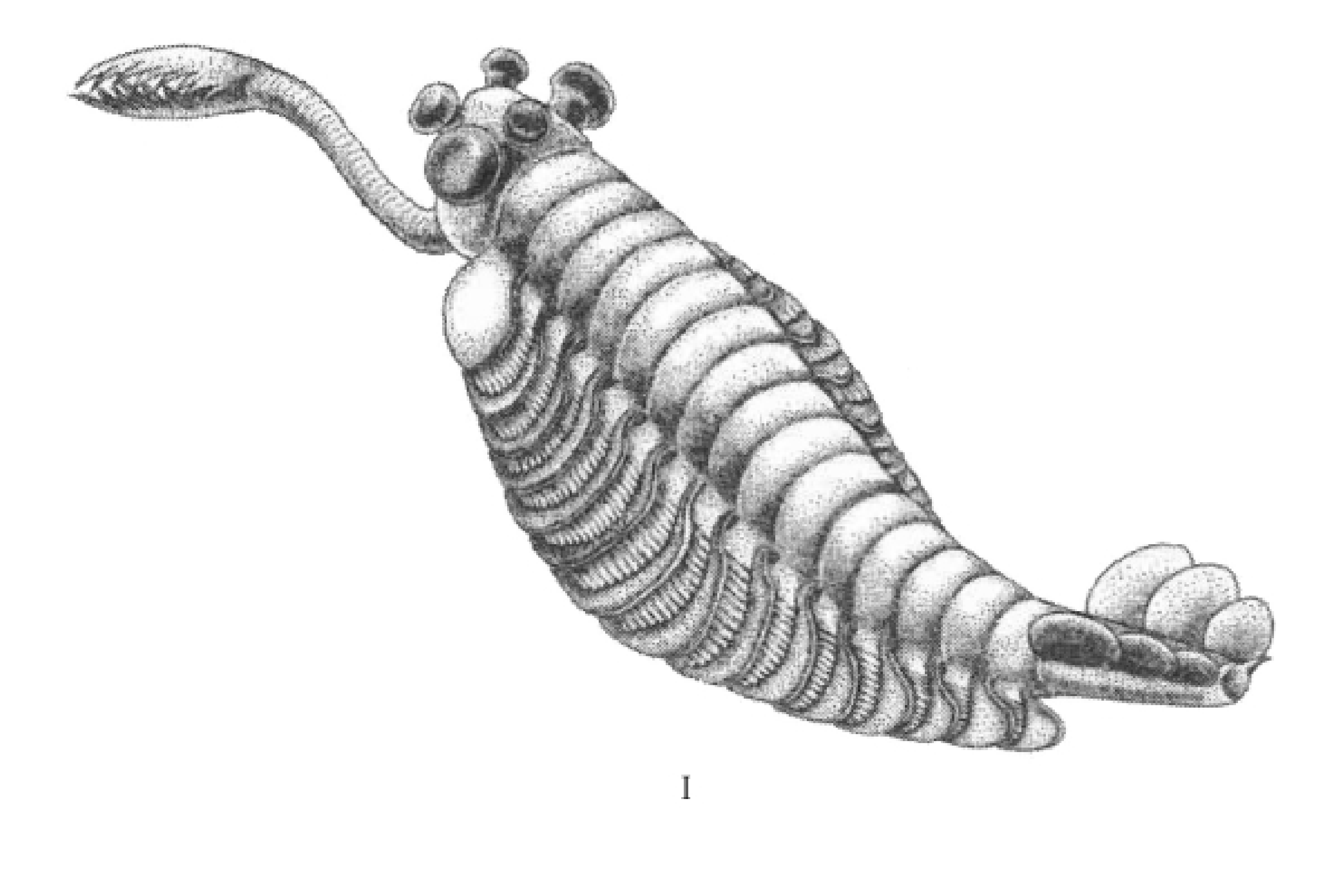
Tal como vimos en el capítulo 7, al desarrollar esta idea, Gould distinguió entre la *diversidad* de la vida y su *disparidad* . La diversidad de la vida es el número de especies existentes en ese momento, y nadie duda de que esta se ha incrementado desde el Cámbrico. La disparidad no se cuenta por el número de especies. Mide la diferenciación morfológica y fisiológica entre ellas. El descubrimiento en años recientes de que Nueva Zelanda no tiene una, sino dos especies de *tuátaras,* supuso descubrir que este país oceánico contaba con una diversidad adicional. (El tuátara es un reptil parecido a los

lagartos; único superviviente vivo del grupo hermano de serpientes y lagartos). Pero no supuso el descubrimiento de una disparidad adicional. Y es que ambas son tan parecidas que la existencia de especies separadas solo se sospechó cuando las técnicas moleculares demostraron que diferentes poblaciones, en distintas islas, diferían bastante genéticamente, aunque su estructura es casi idéntica. Sin embargo, el hallazgo del tuátara en Nueva Zelanda en el siglo XIX, como el del equidna y el ornitorrinco en Australia, supuso el descubrimiento de una disparidad significativa adicional en los vertebrados. Porque los *monotremas* no solo se diferencian de los demás mamíferos en que ponen huevos. También son estructuralmente diferentes de los otros mamíferos al tener una única obertura que sirve tanto para la reproducción como para la excreción. También poseen adaptaciones inusuales: localizan a sus presas invertebradas mediante electrorreceptores y el macho del ornitorrinco es el único mamífero equipado con veneno y un método para inyectarlo.

Ahora que conocemos la distinción entre disparidad y diversidad, ya podemos examinar las afirmaciones más radicales de Gould acerca de la historia de la vida animal. Tal como lo ve Gould, aunque la diversidad haya aumentado, la disparidad ha disminuido radicalmente desde el Cámbrico. La vida animal gozaba de la mayor diversidad en el punto cumbre de esa explosión. Los artrópodos son, de sobra, el mayor clado de los animales, y existían muchas más clases diferentes de artrópodos vivos en el Cámbrico de las que el mundo ha visto desde entonces. Lo mismo es cierto a una escala incluso superior. Las subdivisiones mayores de la vida animal son los filos. Cada filo es una manera característica de construir un animal. Los moluscos, por ejemplo, forman conjuntamente un único filo. Gould dice que, entre la fauna de Burgess Shale, encontramos muchos animales que son miembros de filos que no han sobrevivido y son tan diferentes de los modernos (de los gusanos aterciopelados, artrópodos, moluscos, vertebrados, platelmintos, estrellas de mar, bivalvos y los demás) como lo son cada uno de esos filos entre sí. Para expresarlo de forma resumida: había muchos filos que vivieron por entonces y que ya no

existen. Con una única excepción, todos los filos vivos que tienen registros fósiles aceptables ya estaban en el Cámbrico.

En resumen, el número de filos en el Cámbrico era mayor, tal vez mucho mayor, que el número actual. No ha aparecido ningún filo nuevo, y muchos han desaparecido. Ese número, por lo tanto, es una medida razonable de disparidad. Así pues, la disparidad Cámbrica era considerablemente superior a la actual. La historia de la vida animal no es la historia de una diferenciación gradualmente creciente. Es la historia de una exuberante proliferación inicial seguida de muchas pérdidas, puede que repentinas. Si todo esto es cierto, plantea algunas cuestiones fundamentales acerca de la historia de la vida. ¿Por qué el Cámbrico era tan rico en disparidad, y por qué esta se generó tan rápidamente y se perdió posteriormente?



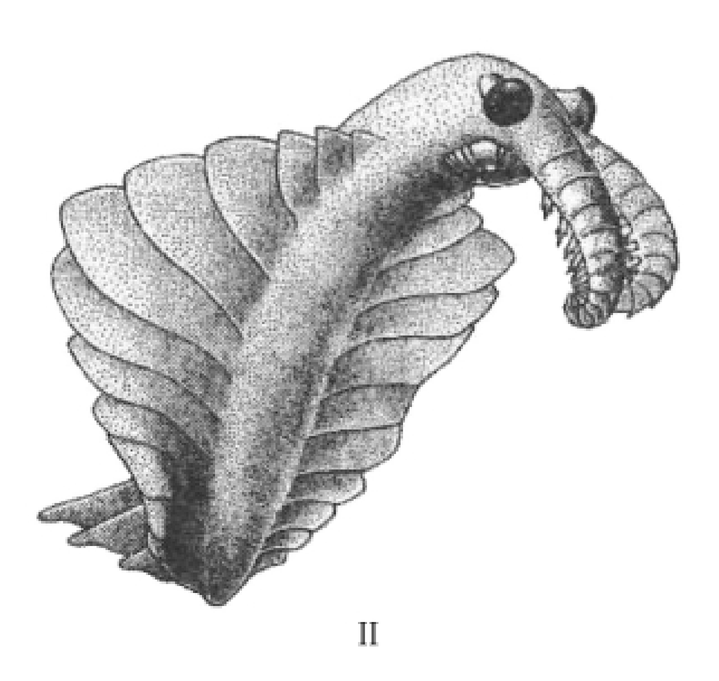


Figura 7. Si los trilobites y los equinodermos nos parecen razonablemente familiares, no ocurre lo mismo con estos animales. Puede que sean artrópodos, pero *Opabinia* (i) y *Anomalocaris* (ii) son muy distintos de cualquier ser vivo que se pueda encontrar actualmente en los océanos. Animales como estos hacen que la teoría de Gould sobre la disparidad

cámbrica parezca verosímil. Pero, ¿es tan solo lo sorprendente de su aspecto o hay alguna razón objetiva por la que son tan diferentes de los animales vivos, cosa que no ocurre con los trilobites?

Gould duda bastante de que la selección tuviera demasiado que ver tanto con la temprana explosión de disparidad como con la naturaleza conservadora de la evolución desde el Cámbrico, o con la lista de bajas y supervivientes. Si ningún filo o solo algunos pocos han evolucionado desde el Cámbrico, y si el total de filos es una medida razonablemente correcta de la disparidad de la vida, la historia de la vida animal desde el Cámbrico ha sido sorprendentemente conservadora. Ningún plan nuevo se ha inventado y ninguno de los viejos se ha modificado drásticamente. Si Gould tiene razón acerca de este modelo básico de la historia, seguramente tenga razón al pensar que nos enfrentamos a un misterio. Si la temprana vida animal era altamente dispar, y si posteriormente se ha desarrollado muy poca disparidad, tenemos que saber por qué. Y es que, en términos generales, el cambio evolutivo no se ha paralizado en los últimos 500 millones de años. Ese periodo ha visto la evolución de todo el equipo adaptativo necesario para vivir sobre, bajo y por encima de la tierra. Muchos complejos adaptativos, entre ellos la inteligencia humana, se han inventado en ese periodo. Así que, ¿por qué no se han inventado también nuevos filos (nuevas e importantes formas de organizar cuerpos animales)?

Dawkins y, más aún, su antiguo estudiante Mark Ridley piensan que la afirmación básica del modelo de la historia no es correcta. Desafían la opinión de Gould de dos formas. Ridley, en particular, se muestra escéptico respecto a la distinción en la que descansa el modelo entero. Es un cladista comprometido. Los cladistas tienen una concepción bien diferente sobre el objetivo de la clasificación biológica. Piensan que una clasificación biológica es una genealogía evolutiva. El *cladograma* de la figura 7 no ilustra las similitudes morfológicas, fisiológicas o de comportamiento existentes entre el salmón, los peces pulmonados y los cocodrilos. En lugar de esto, muestra que los peces pulmonados y los cocodrilos comparten un antepasado más reciente que el que comparten con el salmón. El

propósito de la sistemática biológica es descubrir y representar las relaciones genealógicas entre las especies. Y ese es su único propósito. Los cladistas creen que los únicos grupos que deberíamos reconocer y nombrar —géneros, familias, órdenes, clases y filos— son *monofiléticos*. Un grupo monofilético está formado por *todos* y *cada uno* de los descendientes de una única especie fundadora. Los mamíferos son monofiléticos: una única especie ancestral dio origen a todos y cada uno de los mamíferos. Por el contrario, el grupo de animales al que damos el nombre de reptiles no es monofilético. No hay ninguna especie que diera lugar a todos y cada uno de las especies de reptiles. Las aves y los mamíferos también descienden del antepasado común del que descienden los reptiles. Así que los cladistas no ven a los reptiles como un grupo verdadero.

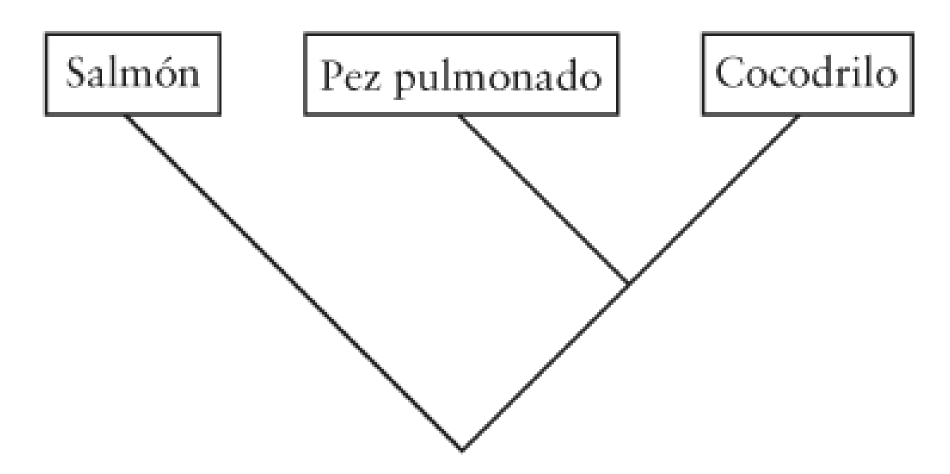


Figura 8. Los peces pulmonados están relacionados más estrechamente con los cocodrilos que con los salmones, aunque los sistematicistas clasificaron conjuntamente al pez pulmonado y al salmón, basándose en las similitudes morfológicas.

Las razones de los cladistas para centrarse en las relaciones genealógicas tienen que ver con la idea misma de la disparidad. No creen que podamos medir objetivamente las semejanzas. Las semejanzas y las diferencias no son características objetivas del mundo viviente. Nuestros juicios sobre las semejanzas y las diferencias reflejan los prejuicios de las percepciones e intereses humanos, no las características objetivas del mundo. Somos organismos visuales, siendo la vista nuestro sentido principal. Por lo tanto, estamos muy influidos por las diferencias en las apariencias visuales. Una de las

curiosas maravillas de Burgess Shale para Gould, *Opabinia*, tiene un conjunto de cinco ojos. Es algo que parece realmente extraño pero imagine que estuviéramos equipados con una nariz como la de un sabueso, y que ese olfato fuera para nosotros una fuente de información tan rica como lo es la vista. Es posible que pensáramos entonces que las polillas varían ampliamente unas de otras en función de las diferencias en los órganos que utilizan para detectar las feromonas que usan para atraer a su pareja sexual. Desde la perspectiva de estos insectos, otras polillas poseen «narices» exuberantes y profundamente diferentes. En resumen, los organismos difieren unos de otros en su morfología y fisiología de muchísimas maneras. Algunas de estas diferencias nos llaman más la atención, nos resultan más extrañas y sorprendentes que otras. Pero, según los cladistas, ese es un hecho que proporciona una información sobre nosotros y de los modos en que interactuamos con el mundo. No es un hecho de la historia de la vida. Una anguila eléctrica, dados los mismos datos, reconstruiría la genealogía de la vida (quién está relacionado con quién) de la misma forma en que lo hacemos nosotros. Y es que el modelo de la ascendencia es un hecho objetivo de la historia, aunque difícil de descubrir. Pero, ¿dirían lo mismo acerca de la disparidad? Los cladistas lo dudan.

Al igual que muchos biólogos evolucionistas, Gould usa metáforas espaciales para investigar y explicar sus ideas, y utiliza este recurso para explicar la disparidad. El «morfoespacio» es el espacio de los diseños animales. En el capítulo 6 vimos una región reducida de morfoespacio, un espacio tridimensional que representa todas las conchas posibles. Este espacio tridimensional nos permite representar la disparidad de las conchas, es decir, todas sus formas posibles. Resultó que las conchas reales ocupan solo una pequeña región de ese espacio. Para representar la disparidad de los organismos reales, incluso la de los que viven en conchas, necesitamos un morfoespacio con muchas más dimensiones. Tres dimensiones, por ejemplo, no captan las diferencias existentes entre las ostras y los braquiópodos. Ambos son animales con conchas, pero los braquiópodos tienen un sistema digestivo muy distinto (y son claramente incomestibles). Un

morfoespacio tridimensional de conchas no nos dice nada respecto a la organización del animal que vive en esas conchas. Una manera de decirlo según el modo de los cladistas sería preguntarse: ¿cómo determinamos el número de dimensiones de un morfoespacio? ¿Cómo medimos la distancia en una dimensión dada? Podemos medir un número infinito de características de un animal dado. Podemos medir el número de pelos en las patas de una mosca de la fruta. ¿Es esta una dimensión del morfoespacio? ¿Qué pasa con la proporción entre las facetas de sus ojos compuestos y el número de pelos en las patas? Si parece algo absurdamente recóndito, no lo es. Los taxonomistas de insectos distinguen rutinariamente unas especies de otras midiendo las formas, los pliegues, los ganchos y los pelillos de sus órganos sexuales. Para que la disparidad sea una característica objetiva del árbol de la vida, debe haber un conjunto de principios para poder responder a cuestiones como esas. Tiene que haber algún principio que muestre, por ejemplo, que la variación en el número de patas entre los artrópodos es un aspecto genuino de la disparidad, mientras que la variación en el número de pelos en las ventanas nasales en los primates no lo es. Los cladistas dudan de que se pueda encontrar un principio así. Gould acepta que este es un reto difícil, pero cree que la paleobiología puede y debe desarrollar métodos para encontrarlo.

Además, los cladistas creen que pueden explicar por qué las extrañas maravillas de Burgess Shale que describió Gould parecen tan extrañas aunque no lo sean. Cuando Gould escribió por primera vez acerca de la fauna del Cámbrico, los cladistas no habían progresado mucho en su construcción del árbol familiar de los animales, que mostraba quién estaba más emparentando con quién. En la última década, utilizando características genéticas compartidas en lugar de morfológicas, han progresado mucho en la construcción del árbol familiar de los animales. En el proceso, los cladistas creen que pueden explicar por qué Gould pensó que estos animales eran tan inusuales. Su idea central era distinguir, en un linaje, qué miembros eran troncales y cuáles eran miembros corona. Cogeré prestado un ejemplo del maravilloso libro de Andrew Knoll, *La vida en un joven planeta,* para explicar esta idea y su importancia. El ejemplo de Knoll se centra

en la evolución de los artrópodos y en su (posible) linaje hermano, los gusanos nematodos. Si, de hecho, son hermanos, hubo un linaje que dio lugar a artrópodos y nematodos, y a ningún otro organismo vivo actual. Los artrópodos y los nematodos poseen algunas características comunes: ambos tienen una cutícula que muda además de toda una serie de características genéticas y relacionadas con el desarrollo. A pesar de estas similitudes, son animales muy diferentes. Los artrópodos son segmentados, con apéndices articulados y un esqueleto externo. Los nematodos son gusanos diminutos, afilados en ambos extremos. Si estos animales tuvieron realmente un antepasado común, apenas se habría parecido a los artrópodos. Pero tampoco habría poseído una anatomía tan simplificada como la de estos diminutos gusanos.

Así que imagínese la historia evolutiva del linaje de los artrópodos a partir de este último antepasado común hasta llegar a los crustáceos, trilobites, insectos y arañas. Las características que hacen reconocibles a estos animales como artrópodos —la segmentación, cuerpo y extremidades articuladas, el exoesqueleto— evolucionaron pero todas al mismo tiempo. Tal vez el orden fuera: primero la armadura externa, luego el cuerpo segmentado, seguido de los brazos, patas y antenas articulados, es decir, apéndices articulados. Si esto es más o menos cierto, habrá un *grupo troncal de artrópodos* : artrópodos en el linaje que se halla entre el último antepasado común del grupo nematodo-artrópodo y el primer artrópodo típico. Ese primer artrópodo típico, el primero con todas las características que definen a un artrópodo, y todos sus descendientes componen el *grupo corona de artrópodos* . Dado que el linaje de los artrópodos empezó con animales que debieron ser bastante diferentes a los típicos artrópodos, es seguro que debieron existir artrópodos aberrantes. En el linaje que empezó con la separación nematodo-artrópodo, había especies que vivieron antes de la evolución de los artrópodos. Si descubriéramos fósiles de esas criaturas, nos parecerían muy raros; serían parecidos a los artrópodos típicos, pero no del todo.

Los nematodos, animales muy diferentes a los artrópodos, son un ejemplo muy claro de lo que acabamos de explicar. Pero el linaje

hermano de los artrópodos, sea cual sea, debe ser morfológicamente muy distinto de estos. Los artrópodos mismos componen un grupo muy característico de animales puesto que nada se le parece. Por lo tanto, el último antepasado común de los artrópodos y de cualquier animal que fuera su pariente más cercano no se parecería demasiado al artrópodo típico. A su vez, se deduce que el primer grupo troncal de artrópodos debió ser muy diferente al de los artrópodos típicos. Los artrópodos troncales dieron lugar al grupo corona de artrópodos, los artrópodos vivos además de los que se han extinguido y que compartían las características distintivas de los artrópodos vivos. Pero los artrópodos corona no son los únicos animales que han evolucionado a partir de los artrópodos troncales. También aparecieron ramas laterales, y, aunque no han atraído mucho interés (de no ser así, no los llamaríamos ramas laterales), en algunos casos esos linajes vivieron y cambiaron durante millones de años antes de extinguirse. *Opabinia* y *Anomalocaris* son posibles ejemplos de esos primeros experimentos en la evolución de los artrópodos. Por lo que la distinción entre los grupos troncales de animales y los grupos corona explica por qué los artrópodos parecen tan diferentes y tan dispares, sin contar con que pasara nada inusual en la evolución cámbrica o en la disparidad cámbrica. Los artrópodos del grupo troncal del Cámbrico tienen que tener características únicas que no posee ningún animal vivo. Y también poseerán algunas de las características de los artrópodos típicos, pero no todas ellas. El hecho de que sean difíciles de clasificar utilizando las categorías que se inventaron para los animales más recientes es exactamente lo que esperaríamos que sucediera. La percepción de la extraordinaria disparidad cámbrica es una especie de ilusión. Deberíamos esperar que estos primeros animales no se ajustaran a nuestras categorías biológicas a pesar de que los mecanismos evolutivos que los construyeron sean exactamente los mismos que los que construyeron las diversas especies de moscas de la fruta en el archipiélago de las islas Hawái.

Dawkins, al igual que estos cladistas, piensa que lo de Gould es ilusorio, pero por una razón algo diferente. También cree que Gould

exagera la disparidad cámbrica. Para entender el punto de vista de Dawkins, necesitamos hacer una breve incursión en la taxonomía de los artrópodos. El tronco del árbol de la vida de los artrópodos se divide en cuatro grandes ramas —cuatro clases— que, exceptuando a los extinguidos trilobites, han ido evolucionando independientemente unas de otras durante más de 500 millones de años. Estas clases son los trilobites, los insectos, los crustáceos y los arácnidos. Los sistematicistas identifican estos animales según el patrón de segmentos corporales y el número y modelo de extremidades y antenas en esos segmentos. Los artrópodos vivientes muestran tres patrones básicos. Los crustáceos, por ejemplo, tienen una división básica formada por la cabeza y el tronco. El tronco varía bastante, pero la cabeza siempre está dividida en cinco segmentos, cada uno de los cuales con un par de apéndices articulados. De estos cinco pares, dos son antenas, dos son maxilares y uno es mandibular. Los sistematicistas están interesados en estas características porque son buenos marcadores de las relaciones genealógicas entre los artrópodos. El genealogista evolutivo necesita rasgos que muestren alguna, pero no mucha, plasticidad evolutiva en relación con la duración de la vida del grupo que se estudia. La posesión de un exoesqueleto o el hábito de poner huevos son rasgos importantes. Pero aportan muy poca información: son rasgos universales en todos los artrópodos. Son *demasiado conservadores*. Otros rasgos, como el número de segmentos que forman el cuerpo del animal, son *demasiado variables* para seguir la pista del patrón básico de las relaciones de los artrópodos.

Resulta que el modelo básico de segmentación corporal, el patrón de desarrollo de las extremidades (en particular, el hecho de que las extremidades se desarrollen como estructuras simples o ramificadas) y el número de segmentos que forman la cabeza, son características de la historia de los artrópodos que han sido conservadas evolutivamente durante periodos de 500 millones de años. Son bastante conservadoras, pero no demasiado. Cuando un linaje de artrópodos ha evolucionado, por ejemplo, en el modelo de articulaciones de la cabeza, característico de los crustáceos, los animales siguientes en el linaje no perderán este modelo. Y los animales externos a este linaje

no desarrollan ese rasgo de forma independiente. Así que actúa como un rasgo identitario para esa rama de la familia de los artrópodos. En cambio, para grandes periodos de tiempo la posesión de ojos no es un buen marcador para las relaciones evolutivas. Porque los ojos se pierden tanto como se adquieren, y a veces se han desarrollado independientemente. Gould se queda con los rasgos (patrones de segmentación y de apéndices) que son realmente importantes como marcadores de la conexión genealógica entre los artrópodos, y los trata como medidas de su disparidad. Identifica niveles extraordinarios de disparidad en los artrópodos en la fauna de Burgess Shale basándose en que esta fauna es un ejemplo de los patrones de segmentación y de apéndices que no se encuentran en las cuatro grandes ramas de los artrópodos actualmente vivos. ¿Y qué? Como acabamos de ver, estas características no se escogen por su importancia intrínseca. Se escogen porque se han conservado a lo largo de periodos de 500 millones de años. Es posible que no sea de una especial importancia que los crustáceos tengan cinco pares de apéndices en sus cabezas. Tal vez eso sea solo un accidente histórico, menor pero inmóvil. Ese patrón todavía indica la existencia de una relación. Lo mismo se puede decir de la genealogía humana. Un apellido poco usual no tiene ninguna importancia intrínseca, pero todavía puede indicar alguna conexión familiar.

Si, incluso entonces, en contra de las sospechas de Ridley, la disparidad es una propiedad genuina del árbol de la vida, no existe ninguna razón para suponer que esta se mide a partir de rasgos que son susceptibles de mostrar la existencia de un parentesco a lo largo de grandes periodos de tiempo. La distinción entre disparidad y diversidad es bastante verosímil. Algunos de los animales de Burgess Shale son realmente extraños y maravillosos. Aun así, es justo decir que el desafío de Ridley-Dawkins todavía se ha de resolver. Nos falta aclarar cuál es la naturaleza de la disparidad y también nos faltan medidas objetivas de ella. Sin eso, la existencia del desconcertante modelo de Gould sigue siendo conjetural.

11

LA ESCALERA EVOLUTIVA

Hace 3.500 millones de años, las formas de vida más complejas y sofisticadas eran las cianobacterias. Las cianobacterias no son simplemente organismos unicelulares. Carecen de núcleo, mitocondrias, cloroplastos y de toda una serie de estructuras internas. En la actualidad, existen muchos organismos eucariotas unicelulares. Son organismos con partes casi igual de complejas que las bacterias, probablemente porque en el pasado fueran bacterias. Por supuesto, también surgieron plantas y animales pluricelulares. No son, simplemente, un conjunto de muchas células ensambladas. Son ensamblajes diferenciados. Los animales consisten en una variedad de tipos celulares que se organizan en tejidos, órganos, sistemas de órganos, etc. Este es un asombroso logro evolutivo. A medida que un animal o una planta crece a partir de una única célula fecundada, no es que simplemente se haga más grande mediante la división celular. Mientras las células de un animal se dividen, en alguna etapa empiezan a convertirse en neuronas, fibras musculares, células sanguíneas, células sexuales y en tejidos de una variedad de órganos especializados. Los ojos, por ejemplo, necesitan células que tengan fotorreceptores. Las células especializadas tienen que ensamblarse en estructuras mayores —tejidos y órganos— y conectarse apropiadamente con otros. Vimos en el capítulo 5 que los problemas relacionados con la cooperación son complejos. A pesar de eso, estas células que se están diferenciando están resolviendo esos problemas. Una forma celular depende de en qué parte del cuerpo se halla y de qué están haciendo el resto de células. La formación de tejidos y órganos es interdependiente. A medida que todo esto va creciendo y se va reorganizando, el embrión tiene que seguir siendo lo suficientemente funcional, al menos, para seguir vivo y, en muchas

especies, para valerse por sí mismo. Y es que la vida de todos los organismos complejos depende de solucionar los problemas relacionados con la cooperación y la coordinación complejas.

Es fácil pensar que algo tan difícil no podría producirse. Aunque en los últimos mil millones de años más o menos han evolucionado un sinfín de diferentes conjuntos en desarrollo, y el resultado es un acervo extraordinario de organismos pluricelulares. Organismos que ahora son capaces de sobrevivir y reproducirse en un conjunto de hábitats que van desde las más altas montañas a las zonas más profundas de los océanos. Tanto las plantas como los animales invadieron estos hábitats por etapas. Incluso después de que los animales se establecieran en tierra firme, tuvo que pasar un tiempo para que evolucionaran huevos resistentes a la desecación, para poder liberar a la reproducción de su dependencia del agua. La evolución de las plantas también mostró un aumento semejante en su infiltración en los hábitats terrestres. A principios del Devónico, hará unos 410 millones de años, aparecieron plantas bastante primitivas. A finales de ese periodo, hará unos 360 millones de años, surgieron plantas con corteza, hojas, madera y semillas (pero todavía sin flores). Harían falta 50 millones de años para abrirse paso hacia la modernidad.

A la luz de todo esto, seguramente sea obvio que la historia de la vida en la Tierra muestra un incremento progresivo tanto en complejidad como en adaptabilidad. Gould no rechaza este punto completamente pero piensa que es una forma muy engañosa de pensar sobre la historia de la vida. Su razonamiento conecta la dirección de la historia de la vida con otro gran tema de su trabajo: la importancia de las explicaciones no selectivas de patrones amplios en la historia de la vida. Gould ofrece una reinterpretación de las tendencias evolutivas. En esta reinterpretación entra también la tendencia a la mayor escala de todas: la de la vida a ir creciendo en complejidad con el transcurso del tiempo.

Empecemos con los caballos. Ya en el siglo XIX, cuando Thomas Huxley abogaba por las ideas de Darwin, la historia de los caballos era uno de los paradigmas del cambio evolutivo. Como respuesta a la oportunidad provista por la evolución del pasto y el establecimiento

de las praderas, los caballos se convirtieron en animales de las praderas en lugar de animales de los bosques: su tamaño, sus pies y sus dientes cambiaron como respuesta a su nuevo mundo. Por lo menos eso es lo que sostiene la historia convencional pero Gould cree que esta tendencia en la evolución del caballo es un espejismo. Lo que ha pasado realmente en el linaje del caballo es una pérdida de diversidad. No ha habido una tendencia direccional en la evolución del caballo. Más bien, ha habido una extinción masiva en ese linaje y los poquísimos supervivientes que quedaban resultaron ser animales de pasto. La aparición de una tendencia es debida a la reducción en la heterogeneidad de ese linaje. Únicamente necesitamos imaginar que fuera posible un mundo ligeramente diferente en el que los caballos de ese nuevo mundo (*Nannippus*) lograron sobrevivir y en el que las especies del mundo antiguo (*Equus*), no, y la supuesta tendencia se desvanecería. Una tendencia que es rehén de un cambio entre la vida y la muerte no es una tendencia en absoluto.

Al analizar la complejidad, Gould cuenta una historia similar a una escala mucho mayor. Lo que creemos que es un incremento progresivo en la complejidad es un cambio en la diferencia existente entre los organismos menos complejos y los más complejos. Es un cambio en la propagación de la complejidad. La vida arranca de la forma más simple posible. La física y la química imponen limitaciones que definen la forma de vida menos compleja posible. Las bacterias probablemente están cerca de ese límite, así que la vida empieza en el nivel mínimo de complejidad. Incluso ahora, la mayor parte de todo lo que está vivo es una bacteria, ya que, en su mayor parte, la vida se ha quedado en ese estado. Pero la evolución construirá de vez en cuando un linaje que se hará más complejo con el paso del tiempo. Ningún mecanismo global impide que se desarrollen organismos más complejos a partir de los que son menos complejos. Pero ninguno hace que eso sea más probable. La complejidad de la forma de vida más complicada tiende a ir incrementándose a través de las generaciones, solo porque el punto de origen de la vida está muy cerca del límite físico inferior. En comparación con las bacterias, nunca existe un gran número de estas criaturas complejas. Pero la diferencia entre los

organismos vivos más simples y los más complejos tiende a hacerse mayor con el paso del tiempo. Si la vida se origina cerca del punto de complejidad mínimo, todos los mecanismos completamente indirectos posibilitarán la aparición de formas más enrevesadas. Dada la existencia de un límite mínimo, y dado que el origen se sitúa cerca de ese límite, esos mecanismos bastan para que se produzca *un flujo ascendente* en la complejidad media. Pero las bacterias siguen dominando el mundo viviente, por lo que en el mejor de los casos, es engañoso creer que la evolución se caracteriza por una tendencia hacia un incremento en la complejidad.

La idea de Gould está ilustrada en las dos instantáneas de la vida representadas en las figuras 9 y 10 . La primera es de la vida poco después de su origen. Hay muy poca variación en complejidad. Todo lo que está vivo está cerca del límite inferior de complejidad (el trazo grueso de la izquierda). La segunda es una instantánea de la vida unos cuantos miles de millones más tarde. La moda estadística no ha cambiado. La mayoría de los seres vivos siguen todavía cerca del margen izquierdo, aunque la curva se ha extendido hacia la derecha y no hacia la izquierda. Esto se debe a que hay una barrera impuesta por las leyes físicas hacia la izquierda, pero no hacia la derecha.

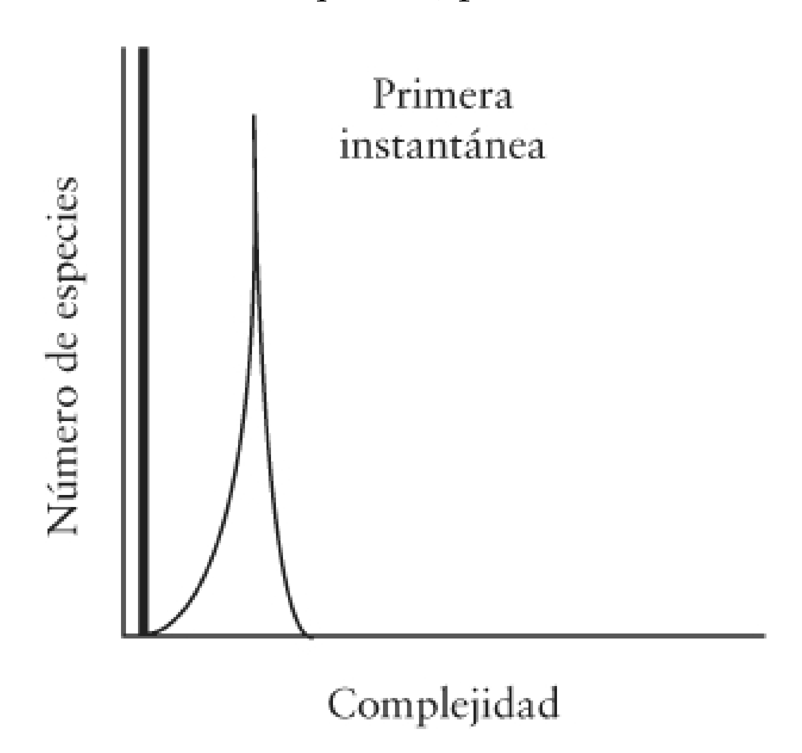


Figura 9. Una instantánea de la vida poco después de su origen. Hay poca variación en la complejidad de los organismos.



Figura 10. Una segunda instantánea de la vida algunos miles de millones de años después. Aquí la variación en la complejidad de los organismos ha aumentado.

Desde la perspectiva de Dawkins, la imagen de Gould tiene algo de cierto, pero no es toda la verdad. Ignora un importante aspecto del progreso genuino de la historia de la vida, y subestima el dinamismo de la evolución. La evolución tiene sus propias reglas, algo que esta figura no puede mostrar. En líneas generales, Dawkins cree que el curso de la historia evolutiva es más predecible de lo que cree Gould. En *La vida maravillosa* , Gould presenta una famosa metáfora: «volver a poner la cinta» de la historia de la vida. Gould utiliza esa metáfora para hacer una pregunta importante y difícil. Supongamos que empezamos de nuevo la historia de la vida (desde su inicio, o desde algún acontecimiento crucial), pero con unas condiciones ligeramente alteradas. ¿Se parecería, en líneas generales, esa cinta a la historia real? ¿Evolucionarían de nuevo los animales? ¿Invadirían la tierra? ¿Veríamos de nuevo algo parecido a los árboles? Según Gould, no hay razones para suponer que una historia alternativa se parecería a la historia real, incluso si empezara desde un punto de partida

parecido. Tal como él lo ve, los sucesos de extinción en masa han tenido la enorme importancia que han tenido en parte porque han hecho que la historia sea bastante impredecible. Simon Conway Morris, en *Life's Solution* , respondió, defendiendo que la evolución convergente es una característica tan ubicua de la evolución que la evolución es, a grandes rasgos, bastante predecible. Los diversos caminos evolutivos se ven restringidos tanto por la oportunidad como por la posibilidad. No existen muchas formas de construir organismos funcionales, por lo que podemos predecir que la evolución se moverá a lo largo de este pequeño conjunto de caminos posibles. Una gran parte de las características más distintivas de los sistemas vivos han surgido más de una vez. Algunas de ellas (como los ojos) lo han hecho muchas veces.

En *El cuento del antepasado* , Dawkins acepta las ideas generales que hay detrás del argumento de Conway Morris. Poner de nuevo la cinta de la vida desde un inicio similar daría como resultado una historia semejante, con la aparición, de nuevo, de las adaptaciones más sorprendentes que vemos en nuestro mundo: organismos pluricelulares, la vida social y la división del trabajo, los sistemas de detección y los sistemas de locomoción, etc. En particular, esperaríamos ver de nuevo una evolución progresiva. Dawkins, a diferencia de Gould, cree que, en un sentido importante, aunque limitado, nuestra historia evolutiva es una historia de cambio progresivo. Sin embargo, Dawkins tiene una visión diferente a la de Gould respecto a la relación entre el progreso y la complejidad. Gould se interesa por la complejidad solo porque considera que esta es un indicador medible del progreso. Dawkins difiere. Cree que el vínculo entre progreso y complejidad es antropocéntrico. Piensa que la evolución es progresiva porque, a lo largo del tiempo, la vida está cada vez *mejor adaptada* . La vida no se adapta mejor en todos los aspectos. Las condiciones físicas del entorno cambian: el clima se vuelve más cálido, seco, húmedo, ventoso, frío o más estacional. Los organismos se van adaptando a las condiciones locales. Luego las condiciones cambian y los organismos deben desplazarse o readaptarse. No hay razón alguna para suponer que existe una

dirección en las mejoras. Lo mismo tampoco es cierto, según cree Dawkins, de las relaciones entre un organismo y sus enemigos. Los depredadores y sus presas; los parásitos y sus hospedadores están inmersos en una carrera armamentista permanente. Una mejora en la eficiencia de un depredador hace que el entorno de la presa empeore de una forma predecible y continua. Impone una selección permanente más que fluctuante a favor de una respuesta. Lo mismo se puede decir del efecto de la presa sobre sus depredadores. Una mejora en el camuflaje, en la vigilancia, en el comportamiento de huida, hace que el entorno del depredador empeore de una forma predecible y permanente, equivalente a la imposición de una presión selectiva en curso. Esto será cierto independientemente de la frecuencia con la que la selección construya las mejoras de los depredadores y sus presas. Por lo que los linajes se ven inmersos en carreras de armamentos que generan un cambio progresivo. Tanto los depredadores como las presas se vuelven más eficientes, unos para cazar y los otros para evitar ser cazados, aunque sus éxitos relativos respecto al otro puede que no cambien con el paso del tiempo.

Tal como lo ve Dawkins, el progreso es real, pero es parcial e intermitente. Es parcial porque se genera solo cuando la selección es, a la vez, direccional y estable: selecciona la misma clase de cambio fenotípico durante largos periodos de tiempo, como en las carreras armamentistas. Es intermitente porque, en última instancia, todas las carreras armamentistas se verán interrumpidas por los cambios ambientales a gran escala. Obviamente, estas carreras acaban cuando su mundo ha desaparecido, y se establecen las condiciones para que se creen nuevas carreras entre herbívoros y plantas, aves y mamíferos y sus parásitos, etc. En *El cuento del antepasado* , Dawkins compara la evolución progresiva con los dientes de una sierra: la mejora incremental «cayó repentinamente a finales del Cretácico, cuando el último dinosaurio dio paso abruptamente al flamante y espectacular ascenso evolutivo de los mamíferos». Las carreras armamentistas ente linajes se ven interrumpidas por los sucesos de extinciones en masa, pero, mientras están en marcha, cada linaje mejora objetivamente.

Gould exagera su argumento. La complejidad de la historia de la vida es algo más que un incremento gradual de la varianza. En 1995, John Maynard Smith y Eörs Szathmáry publicaron *Ocho hitos de la evolución* . Su punto de vista acerca de la historia de la vida incluye una serie de transiciones mayores y, por lo tanto, una direccionalidad inherente. Cada una de estas transiciones abre la puerta a la aparición de seres vivos más complejos. Las posibilidades de la vida cambian con el paso del tiempo gracias a estas innovaciones. Entre estas transiciones está el paso de los primeros replicadores desnudos a los primeros organismos. Pero también creen que la invención de los eucariotas, la diferenciación celular y la invención de las plantas, los animales y los hongos y el origen de la vida social son transiciones mayores. También Dawkins ha defendido la existencia de una serie parecida de transiciones mayores, aunque no tan detalladamente, al hablar de la evolución de la capacidad para evolucionar al final de *El cuento del antepasado* . Allí, Dawkins analiza una serie de «sucesos decisivos», sucesos que hacen posible la aparición de nuevas formas. Como candidatos propone la evolución del sexo, la invención de la vida pluricelular junto a un ciclo de vida que crea organismos grandes mediante una etapa reproductiva de una única célula, y la invención de un mecanismo modular de desarrollo y construcción de cuerpos como los sucesos decisivos de la evolucionabilidad. Para Dawkins, la segmentación es un caso especial de modularidad; la creación de una criatura a partir de partes relativamente diferentes. Y es que, una vez que la evolución ha creado una de esas partes, esta se puede modificar o reestructurar sin estropear el resto del organismo.

Gould también está interesado en la evolucionabilidad, pero no en la evolución de esta con el paso del tiempo. Una diferencia fundamental entre Gould, por un lado, y Maynard Smith, Szathmáry y Dawkins, por el otro, aparece a la hora de retratar la expansión de la complejidad. Gould cree en la complejidad como si esta tuviera un límite inferior pero no uno superior, y estas características de la complejidad están fijadas por la bioquímica, no por el curso de la historia evolutiva. A lo largo del tiempo, dando por hecho que la vida se ha originado cerca del límite inferior de complejidad, la expansión

se incrementa a medida que se va alejando lentamente del límite impuesto por la mínima complejidad posible. Maynard Smith y Szathmáry no consideran que esos límites estén fijos a lo largo del tiempo. Hasta que las bases de la vida eucariota se hubieron conjuntado gradualmente, había también un *límite superior* en cuanto a la complejidad. Ese máximo fue establecido por los límites intrínsecos sobre el tamaño y la complejidad estructural de los procariotas. En una gran parte de su historia, quizás durante dos mil millones de años, la evolución bacteriana estuvo confinada entre estos dos límites. De manera parecida, después de la evolución de los eucariotas, hubo un desplazamiento del límite superior, aunque relativamente pequeño. La invención del organismo pluricelular requirió de una serie compleja de innovaciones evolutivas. Hasta que estas aparecieron, existía un límite superior de complejidad impuesto por los límites establecidos sobre una única célula eucariota. Maynard Smith y Szathmáry defienden que también la existencia social tiene prerrequisitos evolutivos. Hasta que estos se alcancen, seguirá habiendo un límite a la derecha. Así pues, allá donde Gould ve límites inmutables establecidos por la física y por la química, Maynard Smith, Szathmáry y Dawkins ven la existencia de una evolución consistente en la transformación irreversible de estos límites. Tanto la célula eucariota como la reproducción sexual y la diferenciación celular cambian la naturaleza de las posibilidades evolutivas. Estas posibilidades han variado a lo largo del tiempo en una dirección que incrementa la máxima complejidad asequible. En resumen, las reglas de la evolución cambian con el paso del tiempo.

La evolucionabilidad ha cambiado. Y es que lo que puede evolucionar depende de los mecanismos de desarrollo que determinan la variación disponible para la selección. Estas han cambiado a lo largo del tiempo. Por ejemplo, tras la invención de la diferenciación celular, había una nueva variación disponible para la selección. Estos cambios abrieron nuevas posibilidades, especialmente la de formas vivas complejas. En *La grandeza de la vida* , Gould insiste en que, tanto esta época como cualquier otra son la era de las bacterias. Las bacterias son los organismos más numerosos del mundo. Tienen las

rutas metabólicas más dispares. Suman la mayor parte de la biomasa del mundo. Todo esto es cierto e importante; el propio Dawkins dice algo parecido en el capítulo 39 de *El cuento del antepasado* . Pero no es toda la verdad. Vivimos en una época en la que muchas estructuras biológicas que son ahora posibles no lo fueron anteriormente y esto es verdad e importante.

12

¿UNA LUZ EN LA OSCURIDAD?

Dawkins y sus aliados tienen una concepción de la evolución realmente diferente a la que han adoptado Eldredge, Lewontin y otros colaboradores de Gould. Pero esas diferencias no explican el trasfondo hostil que este debate ha generado, hostilidad que sale drásticamente a la superficie en el intercambio de artículos en la *New York Review of Books* . No hay duda de que una parte de esa hostilidad tiene una explicación psicológica banal. A la gente, en general, no le gusta mucho que les digan que están equivocados, especialmente en público. En ese caso, no será una gran sorpresa ver que se da una respuesta algo espinosa. Pero dudo de si esta es la historia completa. Dawkins y Gould discuten mayoritariamente sobre temas que entran dentro del campo de la teoría evolutiva. Pero tienen actitudes muy diferentes respecto a la ciencia misma.

Dawkins es un devoto de la ciencia a la vieja usanza (en esto coincido con él, no con Gould). Como todos los científicos, acepta el punto fundamental popperiano de que la teoría científica es siempre provisional, siempre dispuesta ser revisada a la luz de nuevas evidencias y de nuevas ideas. Por supuesto, acepta que a corto plazo, el error y los prejuicios humanos pueden impedirnos reconocer tanto algunas evidencias importantes como las buenas ideas pero Dawkins permanece completamente ajeno al clima postmoderno derivado de la actual vida intelectual. Para él, la ciencia no es solo un sistema, entre muchos otros, de conocimiento. No es un reflejo construido socialmente de la ideología dominante de nuestro tiempo. Al contrario: aunque ocasionalmente falibles, las ciencias naturales son el motor que nos permite producir conocimiento objetivo sobre el mundo. En muchos casos, podemos confiar en que esa opinión

científica recibida es correcta, o se aproxima a la verdad. Y ese conocimiento es liberador. En pocas palabras, para Dawkins la ciencia no es solo una luz en la oscuridad. Es, de lejos, nuestra mejor luz y quizás la única.

Dawkins acepta la distinción entre hecho y valores, algo que deja claro en su primer ensayo de *El capellán del diablo* . La ciencia no nos puede decir qué aceptar y qué rechazar. Pero Dawkins no cree que los valores sean un tipo especial de datos que se pueden estudiar de forma no científica, mediante las humanidades o las ciencias sociales (aunque está claro que son datos sobre valores que adoptamos, datos que los antropólogos pueden estudiar). Y la que menos autoridad tiene a la hora de hablar sobre los valores es la religión. El punto de vista de Gould sobre el estatus de la ciencia es mucho más ambiguo. En primer lugar, cree que algunas cuestiones importantes se hallan fuera del ámbito de la ciencia. Defiende esta idea en su trabajo sobre la relación entre la ciencia y la religión. En este tema, el punto de vista de Dawkins es sencillo ya que es ateo. Los teísmos de todas las clases son solo malas ideas acerca de cómo funciona el mundo, y la ciencia puede probar que esas ideas son malas. Lo que es peor, tal como él lo ve, estas malas ideas han tenido, generalmente, consecuencias sociales desafortunadas. Gould, al contrario, parece creer que el teísmo resulta irrelevante para la religión. Interpreta la religión como un sistema de creencias morales. Su característica fundamental es que hace afirmaciones morales acerca de cómo deberíamos vivir. En opinión de Gould, a la ciencia no le interesan esas afirmaciones. La ciencia y la religión están interesadas en campos diferentes.

Las opiniones de Gould al respecto de la religión son doblemente extrañas. Primero, no parece correcto pasar por alto las innumerables afirmaciones sobre la historia del mundo y del funcionamiento de este que hacen las distintas religiones. La afirmación de que el mundo fue creado por un ser con intenciones y esperanzas parece ser de hecho una afirmación sobre el mundo, no una aseveración moral sobre lo que debemos hacer. Además, esas afirmaciones sobre hechos concretos suelen suponer la base de los mandatos morales de la religión. Así que

no son detalles menores de sistemas de creencias religiosas que podamos ignorar razonablemente.

Segundo, Gould parece comprometerse con una extraña concepción de la ética. ¿Cree que hay verdades éticas genuinas? ¿Existe un conocimiento ético genuino? Recientemente, han aparecido reflexiones sobre la ética que han tomado dos caminos en lo que respecta a esta cuestión. Es posible que la línea de pensamiento más contemporánea sea la que defiende que las afirmaciones morales son expresiones de la actitud del orador o intenciones dirigidas hacia algún acto o individuo. Según este punto de vista «expresivista», cuando, por ejemplo, llamo a alguien escoria, no estoy describiendo una propiedad moral de esa persona. Más bien expreso la repugnancia que esa persona y sus acciones me inspiran. La alternativa principal es una especie de «naturalismo». Desde este punto de vista, las afirmaciones morales *son* afirmaciones fácticas. Están basadas en datos, aunque datos habitualmente muy complejos, sobre el bienestar humano. Gould parece comprometido en desmentir ambas opiniones. Si el «expresivismo» es correcto, no hay ningún campo independiente de conocimiento moral al que contribuya la religión. Nuestras expresiones morales no están diseñadas para describir características objetivas del mundo, sino que, en cambio, son vehículos con los que expresamos nuestras actitudes y emociones. Sospecho que Dawkins es una especie de expresivista. Por otro lado, si el naturalismo es la opción correcta, la ciencia es un tema fundamental de la moralidad, ya que descubre las condiciones bajo las cuales prosperamos. Hace tiempo que se ha descartado recurrir la religión. Por un lado, parece realmente que la religión hace afirmaciones acerca del mundo, afirmaciones que no pueden sostenerse racionalmente. Por otro lado, aunque estas afirmaciones fueran ciertas, no parece que nos den ninguna *razón moral* para actuar de un modo u otro. Este punto de vista ya apareció en la civilización de la Grecia clásica, y se puede condensar en una simple pregunta: «¿Está mal torturar bebés porque Dios lo prohíbe o Dios lo prohíbe porque está mal?». Responda con la primera respuesta y estará comprometido con la extraña opinión de que sería correcto, no solo prudente, torturar si Dios lo ordenara. Dé

la segunda, y con ella reconocerá la irrelevancia de la religión respecto a la verdad moral.

Así que Gould piensa que hay importantes campos del entendimiento humano en los que la ciencia no juega ningún papel. Además, se muestra mucho más escéptico sobre el papel de la ciencia, incluso en su «propio» domino. Aun así, rechaza sin paliativos las versiones extremas de relativismo posmoderno. Que los dinosaurios se desarrollaron en el Triásico, dominaron los ecosistemas terrestres durante el Triásico, el Jurásico y el Cretácico, y (con la excepción de las aves) se extinguieron en la frontera entre el Cretácico y el Terciario, probablemente como resultado de un gran impacto de meteorito sobre la Tierra, es un hecho objetivo de la historia evolutiva, un hecho que conocemos. No tiene ningún sentido pensar que esto es solo un mito occidental sobre la creación, un reflejo de la ideología dominante de estos tiempos o solo un elemento del paradigma paleobiológico actual. Ocurrió realmente de ese modo y sabemos que fue así. Así que, *de algún modo* , Gould comparte con Dawkins la opinión de que la ciencia nos brinda un conocimiento objetivo del mundo tal como es.

La creencia científica es sensible a evidencias objetivas. Es más que un simple reflejo de la cultura y de los valores de su tiempo. Pero Gould defiende que la ciencia está profundamente influenciada por la matriz cultural y social en la que se desarrolla. Muchas de sus columnas aparecidas en *Natural History* demuestran tanto la influencia del contexto social sobre la ciencia como su sensibilidad a la evidencia. De hecho, esto se convirtió en una característica cada vez más penetrante en sus escritos. Empezaron como reflexiones sobre historia natural y acabaron siendo reflexiones sobre la historia de la historia natural. Esta sensibilidad de la ciencia a su situación cultural no significa que se vea distorsionada por ella. A veces, la influencia es beneficiosa, y proporciona metáforas y modelos útiles. El ejemplo más famoso de esto sería la deuda de Darwin con la economía política del siglo XIX. En *La flecha del tiempo* , Gould sitúa el desarrollo de nuestra concepción de la historia lejana en su contexto cultural e intelectual sin hacer ninguna referencia a que el contexto cultural

pervirtió el desarrollo de la geología. Pero estas influencias a veces están restringidas. En *La vida maravillosa* , Gould sostiene que la fauna de Burgess Shale se entendió erróneamente porque se interpretó a través de la ideología de su descubridor. Walcott esperaba ver pruebas de una evolución lenta pero progresiva y metió con calzador esos fósiles en su idea preconcebida. Pero, cuando los asuntos científicos tienen que ver de forma directa con los asuntos sociales y políticos, demasiado a menudo estos intereses socioculturales han conducido al desarrollo de una mala ciencia, de una pseudociencia, de una ciencia racista y sexista. *La falsa medida del hombre* es el ensayo más famoso de Gould en cuanto a estos temas. En él se preocupa de mostrar cómo un contexto ideológico particular lleva a una apreciación pervertida y distorsionada de la evidencia de las diferencias humanas.

Así pues, se aprecia un marcado contraste entre Dawkins y Gould en la aplicación, a nuestra especie, de la ciencia en general y de la biología evolutiva en particular. Esta es seguramente la fuente de gran parte de la tensión subyacente en este debate. Una gran parte de lo que Dawkins ha escrito sobre la evolución humana, explora, un poco paradójicamente, las diferencias existentes entre la evolución humana y la de la mayoría de los demás organismos. En la evolución humana, los *memes* (ideas y habilidades) son importantes replicadores. Las ideas se copian de generación en generación, tal como hacen los genes. Canciones, lealtades futbolísticas, prejuicios étnicos y habilidades se copian de un humano a otro. Nosotros, los humanos, no solo somos vehículos de los genes que portamos, sino también de nuestros memes. Es bien sabido que Dawkins ha explotado esta maquinaria para ofrecernos un análisis brillante y provocativo de la creencia religiosa. La idea fundamental es vernos a nosotros mismos como ecosistemas además de como organismos; viajamos por la vida con muchos pasajeros en nuestro interior. Algunos son físicos y otros están compuestos por información. Algunos nos benefician; otros no. La cooperación estable depende de la compartición de un destino común, cuando el éxito de uno depende del éxito de todos. En un submarino que está siendo atacado, no existe la tentación de desertar, ya que o

todos sobreviven o ninguno lo hará. Esta lógica se aplica a los genes y a los organismos (tal como vimos en el capítulo 5). Cada uno de nosotros es el hogar de miríadas de bacterias y virus. Y muchos de nosotros albergamos alguna clase de gusano parásito, protista, hongo o piojo. Muchos de ellos no necesitan compartir nuestro destino. Pueden propagarse a nuestros amigos y colegas. Por lo que a un virus puede valerle la pena sacrificarme para así poder viajar hacia nuevos hospedadores. Esa es la razón por la que, en ocasiones, los virus son agresivos. Dawkins sostiene que nuestras ideas a menudo son como patógenos o parásitos. Son replicadores, pero sus destinos no están ligados entre sí o con el destino de nuestros genes, ya que propagamos nuestros pensamientos a nuestros amigos, colegas y conocidos, y obtenemos igualmente información de ellos. Esta actitud receptiva acarrea grandes beneficios: podemos hacer nuestros los descubrimientos de los demás sin asumir los riesgos que hicieron posibles esos descubrimientos. Pero también pagamos un coste: un meme que es costoso para su hospedador puede aun así propagarse. Aquellos con genes auténticamente destructivos no los pueden pasar, porque una persona pasa sus genes únicamente a sus hijos y aquellos que poseen genes letales no llegan a tener hijos. Pero aquellos que tienen ideas autodestructivas tampoco tienen hijos, aunque sí que tienen la oportunidad de pasar sus opiniones letales.

En «Virus de la mente» (en *El capellán del diablo*), Dawkins analiza la religión bajo este prisma. No todas las religiones son evangélicas; el judaísmo, por ejemplo, es mayormente un asunto familiar. Las personas que profesan esta creencia casi siempre la han heredado de sus padres. Pero algunas religiones propagan sus opiniones como la gripe, a sus amigos, colegas, vecinos e hijos. Las religiones más fervientes y evangélicas tienen más probabilidades de ser destructivas para sus portadores, porque dependen menos del contagio progenitor-hijo. La visión de Dawkins sobre la evolución cultural puede no funcionar. Existen dudas sobre si las ideas se copian de forma lo bastante fiable y precisa para que su teoría funcione. Pero su enfoque general se ha hecho muy popular en los últimos tiempos. En *Not By Genes Alone* , Peter Richerson y Robert Boyd muestran

que es imposible comprender las vidas y la cultura humanas sin un enfoque evolutivo. Eytan Avital y Eva Jablonka, en *Animal Traditions* , amplían estos modelos al mundo animal, mostrando que la evolución cultural ha jugado un importante papel en la evolución de otros animales. Así pues, aunque Dawkins utiliza herramientas diferentes a las que utilizan los sociobiólogos convencionales y los psicólogos evolutivos para estudiar el comportamiento humano, está comprometido con la idea de que podemos entender nuestro comportamiento únicamente en un marco evolutivo.

El contraste con Gould es profundo. Desde luego, Gould acepta que somos una especie evolucionada. Pero todo aquello que a Gould no le gusta del pensamiento evolutivo contemporáneo se reúne en la sociobiología humana y en su descendiente, la psicología evolutiva. El resultado ha sido una campaña de veinte años de una polémica salvaje contra las teorías evolutivas del comportamiento humano. Gould *odia* la sociobiología. Es cierto que alguna psicología evolutiva parece muy simplona. Por ejemplo, el trabajo de Randy Thornhill sobre la violación es poco convincente. Defiende que los hombres excluidos sexualmente pueden, en algunas circunstancias, mejorar su eficacia biológica mediante actos de violación, pero no hace ningún intento por tener en cuenta el coste sobre la eficacia biológica que tiene la violencia sexual, y omite problemas obvios y serios derivados de la idea de que una tendencia hacia la violación sea una adaptación. Es fácil creer que *Una historia natural de la violación* es una provocación premeditada.

Muchos psicólogos evolutivos contemporáneos han asimilado la necesidad de ser prudentes a la hora de probar hipótesis adaptacionistas. Eso es más cierto si se trata de personas cuyo campo de estudio es la antropología biológica más que la psicología cognitiva: en *Mother Nature* , Blaffer Hrdy no presupone que todas las características sean una adaptación. Sin embargo, incluso los defensores más cautos de la sociobiología, y sus descendientes intelectuales, minimizan los aspectos del proceso evolutivo que son fundamentales en el pensamiento de Gould. Tienden a no destacar la importancia del desarrollo y de la historia imponiendo restricciones a

la adaptación, los problemas en convertir el cambio microevolutivo en un cambio a nivel de especies, el papel de la contingencia y de la extinción en masa a la hora de remodelar los linajes que están evolucionando, o la importancia de la paleobiología para la biología evolutiva. La sociobiología, incluso en su forma más disciplinada, refleja un ángulo de la evolución diferente al ejemplificado por Gould. Esto tiene que tener algo que ver en la hostilidad que siente por ella. Pero sospecho que, por encima de todo, Gould piensa que estas ideas son peligrosas, malintencionadas, así como erróneas. Pecan de arrogancia, de ciencia que va más allá de su dominio apropiado de manera imprudente. Dawkins no coincide con esta opinión. Para él, el conocimiento de las bases evolutivas del comportamiento humano es potencialmente más liberador que peligroso. Por ejemplo, para él, el trabajo de Axelrod sobre la cooperación (lo analiza en la segunda edición de *El gen egoísta*) es una razón para el optimismo sobre nuestra condición. Igualmente, una perspectiva evolutiva sobre la vida humana puede incluso ayudarnos a eludir el cáliz envenenado de la religión.

13

RESUMEN DE PUNTOS FUNDAMENTALES

Recordemos las diferencias fundamentales existentes entre las opiniones de Dawkins y las de Gould, y luego resumamos el estado en que se encuentra el debate.

Dawkins defiende que:

1. La selección actúa básicamente sobre linajes de replicadores. La mayor los cuales son genes; segmentos cortos de ADN. Pero no todos ellos: en animales capacitados para un aprendizaje social, algunos replicadores ideas o habilidades y, desde luego, los más tempranos no eran genes.

2. Los genes compiten generalmente formando alianzas que crean vehícul esos casos, los genes tienen éxito o fracasan a través de sus distintivas y repetibles influencias sobre estos vehículos. Un gen que generación tras generación mejora la agudeza sensorial, la eficiencia metabólica o el at sexual de un vehículo será replicado con más frecuencia que sus rivales

3. Determinados genes tienen otras estrategias de replicación. Los transgr mejoran sus expectativas a expensas del diseño adaptativo de su vehícu genes con fenotipos extendidos manipulan ventajosamente el ambiente biológico o social del vehículo en el que están.

4. Dawkins no está comprometido, por la lógica de su posición, con la op que afirma que, si los vehículos son organismos individuales, los grupo pueden ser vehículos. Y es que la existencia de la cooperación entre an no es una razón para pensar que los grupos de animales, en vez de los animales individuales en los grupos, son vehículos. En las circunstancia correctas, a los animales individuales les compensa cooperar.

5. El problema central que la biología evolutiva tiene que explicar es la existencia de la adaptación compleja. Así pues, la selección natural tien estatus especial dentro de la biología evolutiva, ya que la adaptación compleja solo se puede explicar mediante la selección natural.

6. La adaptación compleja evoluciona gradualmente. Muy ocasionalment error en un replicador durante el proceso de copia puede dar como res un gran cambio en el fenotipo que puede perdurar. Pero casi todos los complejos adaptativos nuevos y las nuevas formas de construir un orga evolucionan de forma gradual, a través de una serie de pequeños pasos

7. Desde la perspectiva de la biología evolutiva, los humanos constituyen especie insólita, puesto que son vehículos de memes tanto como de gen obstante, los instrumentos intelectuales básicos de la biología evolutiva (especialmente los que explican la cooperación, la reciprocidad y la sociabilidad) también se aplican a la evolución humana.

8. El extrapolacionismo es una hipótesis sólida. La mayoría de los model evolucionistas son acumulaciones a lo largo de grandes espacios de tie acontecimientos microevolutivos. Los filos, los grandes linajes de vida empezaron como sucesos ordinarios de especiación y fueron creciendo misma manera. Pero no todos los modelos evolutivos se ajustan al pun vista extrapolacionista. Los cambios que amplían las posibilidades, po ejemplo, pueden dar lugar a alguna forma de selección a nivel de linaje linajes en los que los cambios que amplían las posibilidades evoluciona (segmentación, reproducción sexual, un huevo resistente a la desecació probablemente más ricos y diversos en especies como resultado de ello

Como hemos visto, la opinión que Gould tenía de estos asuntos es bastante diferente. Veía las cosas de otra forma:

1. La selección actúa habitualmente sobre los organismos en una poblaci local. Pero, en teoría y en la práctica, la selección actúa a muchos nivel grupos de organismos pueden formar poblaciones de grupos, en las qu grupos lo hacen mejor que otros. Dentro de un linaje de una especie, a pueden tener características que les hagan tener menos probabilidades extinguirse o más probabilidades de dar lugar a nuevas especies. Es inc posible ver a la selección actuando sobre genes individuales dentro de u organismo, aunque esto constituye la excepción y no la regla. Un camb evolutivo en un nivel suele afectar a las opciones de que se produzca u cambio futuro en los demás niveles.

2. Muchas características de los organismos individuales no se pueden ex por la selección. Es más, hay patrones importantes en la historia de la gran escala que no tienen una explicación basada en la selección. La se es importante y los biólogos evolutivos deben entender cómo opera. Pe

solo un factor entre muchos de los que explican los sucesos microevolu
los patrones macroevolutivos. Además, la adaptación compleja es solo
los diversos fenómenos que la biología evolutiva tiene que explicar.

3. El extrapolacionismo no es una buena teoría. Los modelos a gran escal
historia de la vida, en particular aquellos unidos a los episodios de exti
en masa, no pueden ser entendidos por la extrapolación de sucesos que
podemos medir en las poblaciones locales.

4. La biología evolutiva necesita una teoría de la variación que explique l
alteración disponible para un linaje que está evolucionando. El aporte
variación posibilita algunos cambios potenciales y hace que otros sean
probables.

5. Los humanos son animales evolucionados. En general, los intentos par
explicar el comportamiento social humano mediante el uso de las técni
la biología evolutiva han fracasado, viciados por una comprensión uni
de la biología evolutiva. Han sido, a menudo, biológicamente ingenuos

Estos debates siguen activos y en pleno desarrollo. Así que todavía no se puede dar un juicio final pero sí que podemos decir algo sobre cómo se ha desarrollado el argumento de la discusión. La idea de que las opiniones que tienen los partidarios de la selección génica sobre la evolución dependen tácitamente del reduccionismo y del determinismo genético es un error. Dawkins y los demás partidarios de la selección génica no creen que todo lo que ocurre en la evolución se deba a un cambio en la frecuencia génica. No niegan la inmensa importancia de la evolución del organismo. Más bien, ven la evolución de los organismos como la evolución de los vehículos de selección, de las «máquinas de supervivencia» tal como los llamó Dawkins. Estas máquinas interactúan con otras máquinas de supervivencia, y con el medio ambiente inanimado, de una forma que asegura la replicación de los genes de los que son vehículos. Pero la construcción de los organismos no es la única estrategia disponible al alcance de los genes para mejorar sus perspectivas de replicación. Un modo en el que la opinión sobre la evolución de los partidarios de la selección génica contrasta con la de los demás es en su énfasis en estas otras estrategias, en los transgresores y en los genes de fenotipos extendidos. Los genes que causan fenotipos extendidos son comunes e importantes, ya que el estilo de vida parásito es muy común (hay millones de especies parásitas), y probablemente todos los acervos génicos de parásitos incluyen genes cuyos efectos adaptativos se producen en los

organismos hospedadores. El cálculo de transgresores es desconocido, pero está creciendo todo el tiempo. Puede resultar que los transgresores sean más comunes de lo que habíamos supuesto.

El seleccionismo génico no es determinismo genético. Ningún partidario del seleccionismo génico piensa que exista, por regla general, una relación directa entre ser portador de un gen en particular y tener un fenotipo concreto. Tales genes *existen* , pero son la excepción, no la regla. Un gen dado, digamos, por ejemplo, el gen humano de la anemia de células falciformes, ejerce un poder fenotípico que fomenta las perspectivas de su propia replicación únicamente en un contexto concreto. Si cambiamos el contexto, y el gen pasa de estar emparejado con otro que codifica una hemoglobina normal a otro en el que esté emparejado con otra copia de sí mismo, cambiaremos el fenotipo resultante. Las ideas de los partidarios del seleccionismo génico son ciertamente compatibles con que la acción de los genes esté supeditada a las circunstancias que los rodean. Pero también suponen que hay alguna relación directa razonable entre la presencia de un gen particular en el genotipo de un organismo y un aspecto del fenotipo de ese organismo. Al hablar de linajes de los genes de la agresividad en las urracas, de genes de resistencia a la enfermedad en los conejos y de genes para la manipulación del hospedador, los partidarios de la selección génica asumen que los genes de esos linajes afectan a sus vehículos de formas bastante parecidas. Así que, aunque los partidarios del seleccionismo génico no son deterministas genéticos, están apostando por la biología del desarrollo. Cuando se relativiza a características periódicas del contexto, la acción de los genes se vuelve bastante sistemática. No hay ninguna razón para suponer que este presentimiento es falso, pero no se sabe que sea cierto.

La biología del desarrollo destaca en este debate en un segundo aspecto importante: el papel de la selección en la evolución. Gould pensaba que cuando se tiene en cuenta la biología del desarrollo, las posibilidades evolutivas de muchos linajes están sumamente restringidas. El abanico de las variaciones potenciales disponibles en, por ejemplo, el linaje de un crustáceo, está restringido a modificaciones bastante menores de la organización que muestra actualmente ese linaje. El krill, por ejemplo, tiene sus branquias en el exterior de su caparazón, lo que le da una apariencia característicamente plumosa. Según Gould, caracteres de este tipo están «congelados» en el linaje. Están profundamente arraigados en el desarrollo. Es decir, estas características organizativas básicas están conectadas en su desarrollo con la mayoría de aspectos del fenotipo del organismo, y eso hace que sea difícil que cambien. Una mutación que afectase a la localización de las branquias en el

krill repercutiría en muchos aspectos del fenotipo del krill. Algunos de estos efectos serían seguramente nocivos. Y es que la mayoría de cambios producidos en un sistema funcional hacen que ese sistema sea menos efectivo. Dado que es muy poco probable que aparezca una variación en estas características «congeladas», lo más probable es que la selección sea menos importante a la hora de explicar su persistencia. Gould cree que estos «accidentes congelados» juegan un papel importante a la hora de explicar los patrones evolutivos revelados por el registro fósil. La posición que adopta Dawkins es diferente. Con el paso del tiempo, la selección puede alterar la amplitud de las posibilidades evolutivas en un linaje. Así pues, Dawkins piensa que la selección tiene una mayor gama de variación con la que trabajar, y que cuando los patrones persisten a lo largo de grandes periodos (cientos de millones de años) la selección habrá jugado un papel estabilizador.

La integración de la evolución y del desarrollo es el tema más candente de todos en la teoría evolutiva contemporánea y, sin duda, es un asunto que sigue estando abierto. Ninguna de las opiniones opuestas respecto a la biología del desarrollo ha prevalecido sobre la otra, pero se sigue buscando una respuesta. Yo creo que es muy posible que la biología del desarrollo genere sesgos en la variación que estén a disposición de la selección, y por eso las trayectorias evolutivas suelen depender tanto de la selección como de estos sesgos disponibles. La suposición básica de la síntesis moderna era que el aporte de la variación no sufría ningún sesgo. Según este antiguo punto de vista, se suponía que la variación en un rasgo estaba distribuida equitativamente y sin sesgo alguno alrededor del valor medio. Si la masa media de una zarigüeya es de dos kilogramos, encontraremos tantas zarigüeyas más ligeras como más pesadas; encontraremos más zarigüeyas que sean tan solo un poco más pesadas o más ligeras que el promedio, que ejemplares que estén muy por encima o por debajo de ese promedio. Sin embargo, esta imagen del aporte de variación estaba basada en un punto de vista particular de las relaciones entre los genes y los cuerpos: la idea de que todas y cada una de las características dependen de un gran número de genes, cada uno de los cuales causa un pequeño efecto. Si eso fuera cierto, las mutaciones también tendrían efectos pequeños, efectos que tan solo alejarían un poco el rasgo de lo que es su promedio. Pero las alteraciones no se limitan a las conocidas como «mutaciones puntuales»: cambios que provocan la sustitución de un aminoácido por otro. Una mutación también puede provocar un movimiento, una inversión y una eliminación de secuencias de ADN, con lo que puede producir cambios en la regulación génica y en la lectura de los genes, al igual que cambios en los aminoácidos que se

transcriben en el ADN nuevo. Por lo que las «mutaciones de tamaño medio», mutaciones que producen una variación significativa en los rasgos, tienen muchas probabilidades de ser importantes en muchos cambios evolutivos, y pueden introducir, perfectamente, sesgos en el aporte de variación. En resumen, es posible que se llegue a probar que el presentimiento de Gould de que la biología del desarrollo juega un papel fundamental a la hora de explicar los patrones evolutivos.

Es más difícil ver cómo resolver algunas de las otras afirmaciones de Gould sobre la historia de la vida a gran escala. A pesar de la gran verosimilitud de la distinción entre disparidad y diversidad, no estamos cerca de elaborar una buena explicación de la disparidad y de su medición. Incluso dando por supuesta esa distinción, es difícil ver cómo probar la idea de Gould de que la historia de la vida a gran escala es contingente; su idea de que, si «volvemos a poner la cinta» con variaciones menores en las condiciones iniciales, el resultado sería drásticamente diferente. Obviamente, no podemos realizar dicho experimento. Y no existen experimentos naturales a una escala lo suficientemente grande. Tal como vimos en el capítulo 11, Conway Morris, en *The Crucible of Creation* y en *Life's Solution* , sostuvo que la evolución convergente demuestra que la historia no puede ser tan impredecible como supone Gould. En la convergencia, dos linajes acaban pareciéndose el uno al otro cuando ambos se enfrentan a presiones ambientales similares. Los buitres del Viejo y del Nuevo Mundo, por ejemplo, no son aves que estén estrechamente relacionadas, pero son mucho más parecidas en términos de apariencia y conducta. Pero este punto de vista también acarrea ciertos problemas. Primero, la mayoría de los ejemplos de convergencia no son experimentos evolutivos independientes, ya que tienen que ver con linajes que comparten una gran parte de su historia, y de ahí que tuvieran el mismo potencial de desarrollo. Esto se puede aplicar al ejemplo clásico de la hidrodinámica convergente de los reptiles marinos, tiburones, peces óseos pelágicos, como el atún, y los delfines. Segundo, la escala no es suficientemente grande. El hecho de que los ojos evolucionaran a menudo no demuestra que, por ejemplo, los cordados más tempranos hubieran sucumbido a una pizca de mala suerte (y se extinguieran), y que organismos similares a los vertebrados hubieran evolucionado de nuevo. Además, la principal preocupación de Gould no son los complejos adaptativos (la fuente de los ejemplos de Conway Morris), sino los planes corporales (formas básicas de ensamblar organismos). Creo que tenemos que calificar las afirmaciones de Gould sobre la contingencia como un «No sé; y a estas alturas no sé cómo averiguarlo».

Parece claro que Gould tiene razón en pensar que las extinciones en masa han jugado un papel fundamental a la hora de dar forma al árbol de la vida, y también es posible que tenga razón al afirmar que las extinciones funcionan bajo reglas muy diferentes durante los periodos de extinciones en masa. Algunos de estos sucesos fueron lo suficientemente intensos y repentinos para transformar la organización biológica del mundo, y sus efectos fueron tan rápidos que las especies que los sufrieron no tuvieron tiempo de adaptarse a las nuevas condiciones. La supervivencia o el fracaso dependieron de las características que poseían en el momento del desastre. Pero no está claro que los periodos de extinción en masa «filtren» las especies en virtud de las características de estas, en lugar de por las propiedades de los organismos que componen las especies. Es muy difícil evaluar este tipo de ideas, y también es difícil expresar cuánto discrepan Gould y Dawkins en este aspecto. Aunque Dawkins rechaza la selección de especies como explicación de los rasgos de los organismos individuales (es demasiado lenta), cree que la selección de especies debería explicar por qué un linaje es más dispar o más rico en especies que otro. Mi opinión es que Gould debe tener razón, tanto al pensar que las extinciones en masa han jugado un papel fundamental en dar forma al árbol de la vida como al pensar que los periodos de extinción en masa filtran las especies en virtud de características de las propias especies, no solo de propiedades de los organismos que componen dicha especie. Sin embargo, ha resultado difícil encontrar ejemplos claros y empíricamente bien fundamentados que apoyen esta sospecha.

Durante un tiempo, se pensó que la reproducción sexual estaba sostenida por la selección de especies. El sexo tiene un alto coste a nivel individual; un coste que la selección génica hace muy patente. Desde la perspectiva de cualquier otro gen del genoma, el gen que codifica para la reproducción sexual, el gen del sexo, es un transgresor horrendo, ya que reduce a la mitad sus probabilidades de replicación en cualquier acto de reproducción. Los organismos que se reproducen asexualmente copian y pasan todos sus genes a cada uno de sus descendientes; los reproductores sexuales solo transmiten la mitad. Pero es posible que las especies asexuales se seleccionen a contracorriente, ya que, como especie, carecen del potencial evolutivo de las especies sexuales. Con la excepción de un extraño grupo de invertebrados (los *rotíferos bdeloideos*), una clase de animales asexuales que no parecen durar mucho. Por lo que es posible que la reproducción sexual se mantenga por la tendencia de los asexuales a desaparecer cuando el ambiente cambia. Esta idea atraviesa ahora tiempos difíciles. Se han desarrollado nuevas ideas acerca de la ventaja individual conferida por el sexo. Además, esta idea plantea un

problema: el sexo no siempre promueve la evolucionabilidad. Y es que el sexo puede tanto romper como crear combinaciones ventajosas de genes. Si estás particularmente bien adaptado y te reproduces sexualmente, probablemente producirás descendencia no tan bien adaptada. El sexo separará tu combinación particularmente buena de genes. Así que ha sido difícil encontrar ejemplos realmente convincentes de propiedades a nivel de especies que hayan sido construidas por una selección a ese mismo nivel. El problema es encontrar: (1) rasgos que caractericen a las especies, no a los organismos que componen esas especies; (2) características que tengan que ver con la extinción y la supervivencia; y (3) características que se transmitan a las especies hijas, a las especies nietas y de ahí en adelante. Como hemos visto anteriormente, la transmisión de una especie a una especie hija es especialmente problemática. No es difícil encontrar buenos candidatos que posean rasgos que sean importantes para las posibilidades de una especie. Características como la distribución geográfica y ecológica de una especie, la estructura de su población y la extensión de su variación genética satisfacen sin duda (al primer problema) y puede que (al segundo). Pero, ¿se transmiten a las especies hijas y nietas? En resumen, la idea de que las especies se seleccionan es creíble, pero está a la espera de ser confirmada con claridad.

Es hora de poner mis cartas sobre la mesa. Mis opiniones están más cerca de las de Dawkins que de las de Gould. En particular, creo que Dawkins está en lo cierto en cuanto a microevolución: dentro de las poblaciones locales pero la macroevolución no es simplemente la microevolución aumentada de escala. La perspectiva paleontológica de Gould ofrece información real de la extinción en masa y sus consecuencias y, quizás, sobre la naturaleza de las especies y de la especiación. Además, creo que tiene razón al expandir la explicación que ofrece la biología evolutiva. Aunque queremos explicaciones sobre la complejidad adaptativa, también existen patrones a gran escala de la historia de la vida que son desconcertantes. Así pues, Dawkins tiene razón sobre la evolución a escalas locales, pero puede que Gould tenga razón sobre la relación entre los sucesos a una escala local y los que tienen lugar en la inmensa escala del tiempo paleontológico.

LECTURAS SUGERIDAS

CAPÍTULO 1

No existen muchas introducciones generales buenas e imparciales de la teoría evolutiva. Una muy simple basada en el propio Darwin es *Una larga controversia* , de Ernst Mayr (Editorial Crítica, 1992). Un tratado más técnico pero que, aun así, no es de complicada lectura es *La teoría de la evolución* (Blume, 1984), de John Maynard Smith. *Evolution* (Blackwell, 1992), de Mark Ridley está considerado como un clásico; en 2003 apareció una tercera edición. Es bastante exigente, y Ridley es un ex alumno de Dawkins, así que su posición en estos temas está influida por las opiniones de su antiguo profesor. *Life: A Natural History of the First Four Billion Years* (Vintage, 1999), de Richard Fortey, es un relato escrito de forma muy amena sobre la historia evolutiva.

La crítica de Gould sobre Dennett apareció en dos partes en la *New York Review of Books* , en los números del 12 de junio y del 26 de junio de 1997; hubo un ardiente intercambio de cartas en el número del 9 de octubre. Gould hizo una reseña de *Escalando el monte improbable* (vol. 51, págs. 1020-1040, 1997); y Dawkins de *La Grandeza de la vida* en el mismo número de *Evolution* .

Dawkins desarrolla su opinión de la evolución en *El fenotipo extendido* (Capitán Swing, 2017). Este es, de lejos, su mejor libro, y su lectura no es complicada a pesar de que es más exigente que sus otros trabajos. Sus ideas se exponen de manera más sucinta en *El gen egoísta* (Salvat, 2000) y las desarrolla más adelante en *Escalando el monte improbable* (Tusquets, 1998). *El cuento del antepasado* (Antoni Bosch, 2008), tiene una temática parecida a la de *Life* de Fortey pero está lleno de brillantes resúmenes además de tratar temas teóricos de la biología. Gould ha desarrollado sus ideas más a través de sus artículos que a través de sus libros. Estos han sido publicados tanto en

la literatura técnica como en su columna de *Natural History* titulada «This View of Life». La mayoría de estos artículos han aparecido en sus antologías, pero quizás la mejor presentación individual de sus ideas esté en su obra *La vida maravillosa: Burgess Shale y la naturaleza de la historia* (Crítica, 2018). Su *Estructura de la teoría de la evolución* (Tusquets, 2004) es bastante claro, pero es tan enorme que solo un auténtico entusiasta puede seguirlo en su totalidad, ya que es muy fácil perderse entre los detalles. En 2005, la revista *Paleobiology* publicó un número especial (Suplemento del vol. 31 (2)) sobre Gould y su obra, en el que los editores eran Elisabeth Vrba y Niles Eldredge; *Macroevolution: Diversity, Disparity, Contigency* ; y, en 2006, Oxford University Press publicó una recopilación sobre Dawkins: *Richard Dawkins: How a Scientist Changed the Way We Think* , editores: Alan Grafen y Mark Ridley.

CAPÍTULO 2

La transición evolutiva desde las primeras estructuras con apariencia de vida hasta los primeros organismos es un tópico importante en la reciente teoría evolutiva. *Ocho hitos de la evolución* (Tusquets, 2001) de John Maynard Smith y Eörs Szathmáry es un clásico moderno que, aunque difícil, es todo un reto para los que no posean conocimientos sólidos de química. Su obra, igualmente conjunta, *The Origins of Life* (Oxford University Press, 1999) es mucho más fácil pero todavía resulta algo exigente. Puede que la introducción más accesible a estos temas sea el libro de Mark Ridley, *Mendel's Demon: Gene Justice and the Complexity of Life* (Weidenfeld and Nicholson, 2000), aunque también hay un resumen bastante bueno al final de *El cuento del antepasado* . *Power, Sex, Suicide: Mitochondria and the Meaing of Life* (Oxford University Press, 2005), de Nick Lane, es un relato original y sorprendente de la evolución de la vida compleja. Lane afirma que la evolución de las mitocondrias fue a la vez muy improbable y la base esencial sobre la que se construyó la vida compleja. *The Evolution of Individuality* (Princeton, 1987), de Leo Buss, es un magnífico tratado sobre la transición de la vida unicelular

a la pluricelular. *Darwinian Dynamics: Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality (* Princeton University Press, 1999), de Richard Michod, es una contribución importante a estos temas, pero a veces resulta bastante técnico. Stuart Kauffman ha desarrollado una teoría sobre el origen de la vida más cercana al modelo de «primero una célula» que al modelo de «primero un replicador». Su obra *The Origins of Order: Self-Organisation and Selection in Evolution* (Oxford University Press, 1993) es realmente difícil, pero retoma estos temas de una forma más sencilla en *At Home in the Universe* (Oxford University Press, 1995). William Schopf da un punto de vista paleontológico sobre estos temas en: *La cuna de la vida* (Editorial Crítica, 2000); Schopf ha sido el editor de una colección de ensayos sobre este mismo tema para University of California Press, *Life's Origin: The Beginnings of Biological Evolution* . En *Life's Solution* , Simon Conway Morris sostiene que todavía no disponemos de un buen relato sobre cómo empezó la vida. *La vida en un joven planeta* (Crítica, 2003), de Andrew Knoll, trata en parte del mismo tema, pero incluye la primera radiación evolutiva de los animales, durante el periodo cámbrico. Es un libro magnífico.

CAPÍTULO 3

Tanto *El relojero ciego* (RBA, 1993) como *Escalando el monte improbable* (Tusquets, 1998) de Dawkins son ambos una magnifica introducción a la selección acumulativa y su importancia. El modelo de la evolución del ojo lo he sacado del artículo de Nilson y Pelger aparecido en *Proceedings of the Royal Society B* , (vol. 256, 1994, págs. 53-58) y titulado «A Pessimistic Estimate of the Time Required for the Eye to Evolve». En *Evolution in Four Dimensions* (MIT Press, 2005), Eva Jablonka y Marion Lamb aceptan que Dawkins tiene razón al pensar que el principio del replicador tiene una enorme importancia, pero sostienen que la herencia tiene cuatro mecanismos evolutivamente importantes. No hay ninguna introducción a las complejidades de la relación entre genes y organismos, ni a las implicaciones de estas complejidades para las ideas de Dawkins.

Intenté explicar estos temas en el capítulo 5 del libro que escribí junto a Paul Griffiths: *Sex and Death: An Introduction to the Philosophy of Biology* (University of Chicago Press, 1999), y hay un desarrollo posterior del debate en el artículo escrito por John Maynard Smith, titulado «The Concept of Information in Biology», en el número de junio del 2000 de la publicación *Philosophy of Science* . Elliott Sober presenta su escéptica respuesta a la selección génica en sus obras *The Nature of Selection* (MIT Press, 1984) y en *Filosofía de la biología* (Alianza editorial, 1996). Gould desarrolla una crítica similar, aunque más sencilla, en «Grupos altruistas y genes egoístas», uno de los capítulos de *El pulgar del panda* (Blume, 1983), y en *La estructura de la teoría de la evolución* . *Gene Sharing and Evolution: The Diversity of Protein Function* (Harvard University Press, 2007), de Joram Piatigorsky, pone de manifiesto toda la complejidad de la relación entre los genes, la expresión génica y las proteínas. *Genoma* (Suma de Letras, 2001), de Matt Ridley, es una agradable introducción a algunas de las complejidades del modo en que un gen ayuda a construir cuerpos, en este caso, cuerpos humanos. Su *Qué nos hace humanos* (Taurus, 2004), se ocupa de temas similares acerca de las personalidades humanas. (No se tiene que confundir a Matt Ridley con Mark Ridley, un estudiante de Dawkins que también escribe sobre evolución). Pat Bateson y Paul Martin analizaron temas parecidos en *Design for a Life: How Behavior and Personality Develop* (Jonathan Cape, 1999), pero desde una perspectiva diferente, lo mismo que hace Gary Marcus en *El nacimiento de la mente* (Ariel, 2005).

CAPÍTULO 4

Las urracas de las que hablo en este capítulo son mucho más complejas de lo que pueda sugerir mi explicación. La historia completa se cuenta en el libro de Darryl Jones, *Magpie Alert* (University of NSW Press, 2002). *Genes in Conflict: The Biology of Selfish Genetic Elements* (Harvard University Press, 2005) de Austin Burt y Robert Trivers, es una revisión detallada del tema de los genes transgresores en todas sus variadas formas. Es bastante técnico, pero

no conozco ninguna buena introducción a este tema que no lo sea, al menos en parte. Dos revisiones buenas son las de Werren y Beukeboom, «Sex Determination, Sex Ratios and Genetic Conflict», *Annual Review of Ecology and Systematics* (vol. 29, págs. 233-261, 1998) y la de G. D. Hurst y J.H. Werren, «The Role of Selfish Genetic Elements in Eukaryotic Evolution», *Nature Reviews Genetics* (vol. 2, págs. 597-606, agosto de 2001). Haig presenta una perspectiva general de sus puntos de vista sobre el conflicto interno del genoma en «Genomic Imprinting and Kinship: How Good is the Evidence?», en *Annual Review of Genetics* (vol, 18, págs. 553-585, 2004). Sobre el papel de la mitocondria en la anulación de la masculinidad en las plantas puede leer el artículo de Saumitou-Laprade y Cuguen titulado «Cytoplasmatic Male Sterility in Plants», *Trends in Ecology and Evolution* (vol. 9, págs. 431-435, 1994). Armand Leroi, Vassiliki Koufopanou y Austin Burt describen un ejemplo de un linaje celular egoísta en perros, un cáncer que ha evitado la muerte del cuerpo en el que se desarrolló por primera vez para convertirse en un patógeno sexual infeccioso, en «Cancer Selection», *Nature Reviews* (vol. 3, págs. 226-230, marzo de 2003). Estos artículos se escribieron para un público profesional, pero son razonablemente accesibles.

El propio Dawkins ha escrito la mejor obra sobre los efectos fenotípicos extendidos en los genes en *El fenotipo extendido* . Pero se puede obtener más información con los tres ejemplos que doy a continuación: el artículo de Gould titulado «Triumph of the Root-Heads», en *Natural History (vol* . 105, págs. 10-17, 1995); el libro de Sober y Wilson, *El comportamiento altruista, evolución y psicología* (Siglo XXI, 2000) y el artículo de Werren, «Genetic Invasion of the Insect Body Snatchers», en *Natural History* (vol. 103, págs. 36-38, 1994), o en un tratado más reciente aunque más técnico de Bourtzis y O'Neill titulado «Wolbachia Infections and Arthropod Reproduction», aparecido en *Bioscience* (vol. 48, págs. 287-293, 1998). *The Art of Being a Parasite* (University of Chicago Press, 2005), de Claude Combes, no está escrito desde la perspectiva del fenotipo extendido, pero es un brillante resumen de los estilos de vida de los parásitos y de su evolución. *The Extended Organism* (Harvard

University Press, 2000), de Scott Turner, es una explicación magnífica y clara de la teoría del fenotipo extendido aplicada a las estructuras construidas por los animales.

CAPÍTULO 5

Cooperation Among Animals: An Evolutionary Perspective (Oxford University Press, 1997), de Lee Dugatkin, es un buen estudio sobre la cooperación animal, unida a toda una serie de ejemplos reales. Otra obra suya, *Cheating Monkeys and Citizen Bees: The Nature of Cooperation in Animals and Humans* (Free Press, 1999) tiene una temática parecida, aunque es menos técnica. La obra de G. C. Williams, *Adaptation and Natural Selection* (Princeton University Press, 1966), es el análisis más conocido de las explicaciones de la selección de grupo sobre la cooperación. *El comportamiento altruista, evolución y psicología* (Siglo XXI, 2000), de Sober y Wilson, es un importante intento de reavivar esas explicaciones. John Maynard Smith es el responsable de aplicar la teoría de juegos a la evolución de la conducta social. Desarrolla su teoría en *Evolution and the Theory of Games* (Cambridge University Press, 1982), pero se trata de un trabajo técnico. También técnicos, pero mucho menos exigentes, son los libros de Brian Skyrms sobre la teoría de juegos relacionada con la evolución de la cooperación humana: *Evolution of the Social Contract* (Cambridge Unversity Press, 1996) y *The Stag Hunt and the Evolution of Social Structure* (Cambridge University Press, 2003). La colección editada por Peter Hammerstein titulada *Genetic and Cultural Evolution of Cooperation* (MIT Press, 2003) es otra obra importante. También está escrita para un público profesional, pero la mayoría de los artículos son razonablemente accesibles. *La evolución de la cooperación* (Alianza Editorial, 1996), de Robert Axelrod, la obra de Sigmund, *Games of Life: Explorations in Ecology, Evolution and Behaviour* (Oxford University Press, 1993) y *The Survival Game* (Times Books, 2003), de David Barash, son alternativas que se pueden leer perfectamente. La teoría de la selección por parentesco fue desarrollada por William Hamilton. Estos artículos están en su obra:

Narrow Roads of Gene Land, vol. 1 (Freeman, 1998), y aunque los artículos son en sí mismos muy exigentes, las ideas centrales están explicadas con gran claridad en sus retrospectivas sobre los artículos. Amotz y Avishag Zahavi desarrollan, en *The Handicap Principle* (Oxford University Press, 1997), una sugerencia diferente: sostienen que los actos aparentemente altruistas son anuncios o demostraciones de la alta calidad genética del anunciante.

CAPÍTULO 6

La interacción entre los mecanismos del desarrollo, la variación y la evolución es uno de los campos más activos en la investigación contemporánea. *The Shape of Life* (University of Chicago, 1996), de Rudolf Raff, es una maravillosa introducción. Está dirigido a un público profesional, pero está tan bien escrito (y viene con un glosario) que es accesible a los no expertos. *The Origin of Animal Body Plans* (Cambridge University Press, 1997), de Wallace Arthur, es también un importante estudio de estas materias. Se escribieron tres libros excelentes para lectores no especializados sobre estos temas: *Biased Embryos and Evolution* (Cambridge University Press, 2004), de Wallace Arthur; *The Plausibility of Life* (Yale University Press, 2005), de Marc Kirscher y John Gerhart; y *Endless Forms Most Beautiful* (W. W. Norton, 2005), de Sean Carroll. Para una versión extremista de la opinión que afirma que el suministro de variación está tan fuertemente restringido que a la selección le queda poca maniobrabilidad, conviene leer *Las manchas del leopardo: la evolución de la complejidad* (Tusquets, 1998), de Brian Goodwin. Las opiniones de Goodwin son mucho más extremas en estos temas que las de Gould. El trabajo de Wimsatt sobre la relación entre la selección, el desarrollo y la evolución es innovador. La mayoría de sus obras han sido publicadas en diversos lugares, pero ha recopilado las más importantes en *Re-engineering Philosophy for Limited Beings* (Harvard University Press, 2007). No hay ninguna introducción que sea completamente para profanos sobre los aspectos metodológicos implicados en las demostraciones de las hipótesis evolutivas, aunque Griffith y yo lo hemos hecho lo mejor que hemos podido para presentarlo de forma

sencilla en el capítulo 10 de nuestra obra *Sex and Death* (University of Chicago, 1999). Lo último sobre estos temas está recogido en *Adaptation and Optimality* (Cambidge University Press, 2001), de Orzack y Sober. La primera vez que apareció algo sobre este tema, y fue el principio de gran parte de este debate, fue el artículo de Gould y Eldredge titulado: «The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme», aparecido en *Proceedings of the Royal Society of London B* (vol. 205, págs. 581-598, 1979). Está escrito con gran entusiasmo y no es nada técnico. Elisabeth Lloyd analiza estos temas a partir de un caso de estudio, el orgasmo femenino, en su libro *The Case of the Female Orgasm* (Harvard University Press, 2005), en el que sostiene que el orgasmo femenino es probablemente un efecto secundario del desarrollo del orgasmo masculino y que no es, de forma directa, consecuencia de la selección.

CAPÍTULO 7

Tal como Gould lo ve, el extrapolacionismo en biología es la continuación de un conjunto de ideas metodológicas de la geología del siglo XIX conocido como «uniformitarianismo». Esas ideas fueron formuladas por Lyall y adoptadas por Darwin, y de ahí que hayan formado parte de la biología evolutiva desde su principio. *La flecha del tiempo* (Alianza Editorial, 1992), de Gould, es un elegante estudio del uniformitarianismo. Dos importantes artículos sobre el extrapolacionismo son: «A Task for Paleobiology at the Threshold of Majority», de Gould, publicado en *Paleobiology* (vol. 21, págs. 1-14, 1995), y «The Necessity and Difficulty of a Hierarchical Theory of Selection», del libro titulado *Evolution of Biological Diversity* (Oxford University Press, 1998) editado por Anne Magurran y Robert May. Es su principal preocupación en su libro *La estructura de la teoría de la evolución* .

El Pico del Pinzón , de Jonathan Weiner, es una magnífica exposición de la selección y la evolución a escala microevolutiva. Ese estudio documentó la selección estación a estación sobre los pinzones

repartidos a lo largo de las Islas Galápagos. Dawkins regresa a la relación entre macroevolución y microevolución al final de *El cuento del antepasado* , defendiendo alguna versión de la idea de que la macroevolución disminuye la microevolución.

CAPÍTULO 8

Time Frames: The Rethinking of Darwinian Evolution and the Theory of Punctuated Equilibria (Simon y Schuster, 1985), de Eldredge, es una buena forma de empezar con los equilibrios puntuados, especialmente porque nos vuelve a presentar el artículo original que escribió con Gould. Actualiza su punto de vista sobre este debate en *Reinveinting Darwin* (John Wiley, 1995) y, de nuevo, en «The Sloshing Bucket: How the Physical Realm Controls Evolution» en el libro editado por Crutch-field y Schuster titulado *Evolutionary Dynamics: Exploring the Interplay of Selection, Accident, Neutrality, and Function* (Oxford University Press, 2003). Gould vuelve a analizar estos temas según su punto de vista en «Punctuated Equilibrium Comes of Age», aparecido en *Nature* (vol. 366, págs. 223-227, 1993), y muy extensamente en el capítulo 9 de *La estructura de la teoría de la evolución* (ese capítulo tiene casi 300 páginas). Robert Carroll estudia las evidencias empíricas del modelo del equilibrio puntuado en su obra *Patterns and Process of Vertebrate Evolution* (Cambridge University Press, 1999). John Thompson, en *The Coevolutionary Process* (University of Chicago Press, 1994), documenta muchos ejemplos de cambios evolutivos en poblaciones locales. Elisabeth Vrba desarrolla su «hipótesis de los pulsos de cambio» en «Turnover-Pulses, The Red Queen and Related Topics», publicado en *The American Journal of Science* (vol. 293 A, págs. 418-452, 1993). Las opiniones de Mayr sobre la especiación aparecen de una forma más sucinta en la sección pertinente de sus dos volúmenes de ensayos, *Evolution and the Diversity of Life* (Harvard University Press, 1997), y *Towards a New Philosophy of Biology* (Harvard University Press, 1988). Para una opinión muy escéptica sobre el equilibrio puntuado y su significado,

vea el libro de Daniel Dennett titulado *La peligrosa idea de Darwin* (Galaxia Guttemberg, 2000).

CAPÍTULO 9

Palaeobiology II (Blackwell, 2001), de Derek Briggs y Peter Crowther, es una magnífica obra general sobre temas relacionados con la paleobiología. *The Great Paleozoic Crisis* (Columbia University Press, 1993), de Douglas Erwin, es una magnífica visión general de la extinción pérmica. Actualiza esa historia en *Extinction: How Life On Earth Nearly Ended* (Princeton University Press, 2006). *Dinosaur Extinction and the End of an Era* (Columbia University Press, 1996), de Archibald, es un análisis juicioso del debate sobre la extinción más controvertida de todas. *Evolutionary Paleobiology* , una recopilación editada por Jablonski, Erwin y Lipps (University of Chicago Press, 1996), contiene muchos artículos concernientes a estos ensayos. Estos tres libros están escritos para un público profesional, aunque los de Erwin y Archibald, especialmente, son claros y están bien escritos. Peter Ward ha escrito dos libros nada técnicos y de lectura agradable sobre la extinción en masa. Son: *On Methuselah's Trail: Living Fossils and the Great Extinctions* (Freeman, 1991) y (el bastante moralizante) *The End of Evolution* (Bantam, 1994). Ward simpatiza con la posición adoptada por Gould en estos temas. El libro de Michael Benton, *When Life Nearly Died* (Thames and Hudson, 2003), es una mirada más reciente sobre la extinción pérmica, y está escrito para un público no especializado. El libro de Richard Fortey: *Life: A Natural History of the First Four Billion Years* (Vintage, 1997) también es bueno en estos temas. David Raup analiza la extinción, especialmente si la extinción en masa sigue el modelo del «juego justo», en su libro: *Extinction: Bad Genes or Bad Luck?* (Oxford University Press, 1991). Richard Bambach, Andrew Knoll y Steve Wang sostienen en «Origination, Extintion, and Mass Depletions of Marine Diversity», *Paleobiology* (vol. 30, págs. 522-542, 2004), que algunas de las extinciones en masa clásicas son realmente una ralentización de las creaciones de nuevas especies.

Gould escribe sobre la extinción en masa en todas sus colecciones de *Historia Natural* . En estas, generalmente enfatiza las discontinuidades que causan en la historia evolutiva las extinciones en masa. Explora la idea de que las extinciones en masa imponen un filtro sobre las especies, en lugar de sobre los individuos que componen las especies. En «A Task for Paleobiology», publicado en *Paleobiology* (vol. 21, págs. 1-14, 1995), en «The Necessity and Difficulty of a Hierarchical Theory of Selection» aparecido en el libro de Magurran y May: *Evolution of Biological Diversity (* Oxford University Press, 1998) y en dos artículos escritos conjuntamente con Lisa Lloyd. Estos son «Species Selection on Variability» e «Individuality and Adaptation Across Levels of Selection», ambos publicados en *Proceedings of the National Academy of Science* (vol. 90, págs. 595-599, 1993, y vol. 96, págs. 11.904-11.909, 1999). Y, especialmente, en el capítulo 8 de *La estructura de la teoría de la evolución* .

CAPÍTULO 10

Gould expone sus argumentos acerca del Cámbrico y su importancia en *La Vida maravillosa: Burgess Shale y la naturaleza de la historia* (Editorial Crítica, 2018), y en ella hace un ataque preventivo contra la línea crítica de Dawkins. Estos temas continuaron en una serie de artículos especializados publicados en *Paleobiology* : «Arguments, Tests, and the Burgess Shale» (vol. 19, págs. 399-402, 1993), de Dan McShea; «Analysis of the Burgess Shale» (vol. 19, págs. 5 19-521, 1993), de Mark Ridley, al que Gould contesta; y especialmente el artículo de Gould titulado «The Disparity of the Burgess Shale Arthropod Fauna: Why We Must Strive to Quantify Morphospace» (vol. 17, págs. 411-423, 1991). En estos artículos, Gould explora una nueva forma de entender el contraste entre la vida animal del Cámbrico y la del post-Cámbrico, la distinción entre una fauna con un sistema de desarrollo flexible y relativamente abierto, y una fauna con un sistema más rígido, menos abierto. Mark y Dianna McMenamin defienden en su obra *The Emergence of Animals* (Columbia University

Press, 1991) que la selección fue importante a la hora de generar disparidad. Sugieren que la explosión cámbrica fue una respuesta a la invención de la depredación. Andrew Parker, sugiere en su libro *In the Blink of An Eye* (Basic Books, 2003) una hipótesis ecológica alternativa. *On the Origin of Phyla* (University of Chicago Press, 2004), de James Valentine, es un resumen de todo lo que sabemos sobre la evolución inicial de los animales.

Simon Conway Morris, uno de los que reinterpretaron Burgess Shale, discrepa de Gould en *The Crucible of Creation* (Oxford University Press, 1998). Vuelve a tratar estos temas en *Life's Solution: Inevitable Humans in a Lonely Universe* (Cambridge University Press, 2003). En ambos libros, defiende que la historia de la vida es mucho menos contingente de lo que supone Gould, y que Gould exagera la rareza de la fauna de Burgess. Graham Budd y Soren Jensen utilizan la distinción entre miembros de un grupo troncal o corona de un linaje para defender que la disparidad cámbrica está sobrestimada en su artículo «A critical Reappraisal of the Fossil Record of the Bilaterian Phyla» (*Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* , vol. 75, págs. 253-295, 2000). Guy Narbone analiza maravillosamente lo que sabemos sobre el Ediacárico en «The Ediacara Biota: Neoproterozoic Origin of Animals and Their Ecosystems» (*Annual Reviews of Earth Sciences* , vol. 33, pp.421-442, 2005). El artículo de Charles Marshall, «Explaining the Cambrian Explosion of Animals», *Annual Review of Earth Sciences* (vol. 34, págs. 355-384, 2006), es un análisis inteligente, claro y justo sobre las principales hipótesis sobre la gran radiación de la vida animal. «Molecular Dates for the Cambrian Explosion: Is the Light at the End of the Tunnel an Oncoming Train?», de Lindell Bromham, es un resumen bueno y breve sobre los relojes moleculares y su fiabilidad. Se publicó electrónicamente, en *Palaeontologia electronica* (vol. 9, 2006).

Para una introducción buena y reciente a la cladística (la opinión que condujo a Ridley al escepticismo sobre la distinción entre diversidad y disparidad) vea el libro de Henry Gee titulado: *In Search of Deep Time: Beyond the Fossil Record to a New History of Life* (Free Press, 1999). Joel Cracraft y Michael Donoghue (editores),

ofrecen en *Assembling the Tree of Life* (Oxford University Press, 2004) un buen resumen sobre la opinión actual sobre el árbol familiar de la vida, aunque nadie puede saber hasta cuándo será actual.

CAPÍTULO 11

El texto clave de Gould sobre estos temas es *La Grandeza de la vida* (Editorial Crítica, 1997), aunque ya los había tratado durante años en sus ensayos aparecidos en *Natural History* , a veces usando el béisbol como un sistema modelo para discutir la importancia de los cambios en la variación de un sistema. John Maynard Smith y Eörs Szathmáry analizan las transiciones evolutivas tanto en *Ocho Hitos de la Evolución* (Tusquets, 2000) como en *Origins of Life* (Oxford University Press, 2000). Dawkins escribe sobre el progreso tanto en su crítica de *La Grandeza de la vida* en la publicación *Evolution* con el artículo: «Human Chauvinism» (vol. 51, págs. 1015-1020, 1997), y en «Progress», un ensayo publicado en la obra editada por Evelyn Fox Keller y Lloyd titulada *Key Words in Evolutionary Biology* (Harvard University Press, 1992), y al final de *El cuento del antepasado* . Daniel Dennett defiende la idea de que la vida va incrementando su adaptabilidad a lo largo del tiempo en *La peligrosa idea de darwin* (Galaxia Guttemberg, 2000). J. T. Bonner defiende la idea de que existe una tendencia real, guiada por la selección, de incrementar la complejidad a lo largo del tiempo en *The Evolution of Complexity by Means of Natural Selection* (Princeton University Press, 1988). Geerat Vermeij desarrolla una versión alternativa de esta idea en su libro *Nature: An Economic History* (Princeton University Press, 2004). Michael Ruse sitúa todos estos debates en sus contextos históricos en *Monad to Man: The Concept of Progress in Evolutionary* Biology (Harvard University Press, 2009).

CAPÍTULO 12

Las opiniones de Gould respecto a la relación entre la ciencia y la religión son analizadas en su libro: *Ciencia versus religión, un falso conflicto* (Editorial Crítica, 2000); Dawkins expone su versión, muy

distinta, en *El espejismo de Dios* (Espasa, 2007), y defiende la idea de que el conocimiento científico es liberador en *Destejiendo el arco iris* (Tusquets, 2000). Su teoría de los memes está más desarrollada en los ensayos que aparecen en *El capellán del diablo* (Gedisa, 2005). La sospecha de que la evolución humana depende tanto de los memes como de los genes es analizada de forma más sistemática, no por Dawkins, sino por Dennett, en *La peligrosa idea de Darwin* (Galaxia Guttemberg, 2000); las aplica a la religión en su libro *Romper el hechizo: la religión como un fenómeno natural* (Katz, 2007). El libro de Peter Richerson y Robert Boyd, *Not By Genes Alone: How Culture Transformed Human Evolution* (University of Chicago Press, 2004), es una convincente introducción a la aplicación de los modelos evolutivos a la cultura humana. La mejor respuesta a la teoría de los memes es el libro de Dan Sperber, *Explicar la cultura: Un enfoque naturalista* (Morata, 2005). Para una aplicación del pensamiento evolutivo, provocativa, pero, a mi entender, seriamente equivocada, lea el libro de Thornhill y Palmer titulado *Una historia natural de la violación* (Océano de México, 2006). Hay disponibles mejores trabajos que este, especialmente aquellos que sitúan la evolución social humana en su contexto de gran simio. Dos buenos ejemplos recientes son el libro de Michael Tomasello titulado *Los orígenes culturales de la cognición humana* (Amorrortu, 2007) y el de Christopher Boehm *Hierarchy in the Forest: The Evolution of Egalitarian Behavior* (Harvard University Press, 1999). El libro de Sarah Blaffer Hrdy titulado *Mother Nature: Natural Selection and the Female of the Species* (Pantheon Books, 1999) es bastante especulativo en algunas partes, pero su relato de la acción de la selección sobre la sexualidad humana es mucho más sutil que el de Thornhill y Palmer. Lo mismo ocurre con *The New Science of Intimate Relationships* (Blackwell, 2002), de Garth Fletcher, que se toma muy en serio tanto la variación como las similitudes entre los sexos. Yo mismo abordé el tema de la evolución cognitiva del ser humano en *Thought in a Hostile World* (Blackwell, 2003). *Sense and Nonsense: Evolutionary Perspectives on Human Behaviour* (Oxford University Press, 2002), de Kevin Laland y Gillian Brown, es un análisis serio y justo sobre las principales líneas

de pensamiento existentes sobre estos temas. *Adapting Minds: Evolutionary Psychology and the Persistent Quest for Human Nature* (MIT Press, 2006), de David Buller, es una crítica hermosamente escrita en la misma línea del enfoque de Thornhill y Palmer.

GLOSARIO

Adaptación: Una adaptación es una característica de un organismo que subsiste hoy porque ayudó a los antepasados de ese organismo a sobrevivir o a reproducirse.

Alelo: Una versión alternativa de un gen. Los genes están localizados en regiones concretas de un cromosoma. En una población en particular, puede haber diferentes versiones de un gen en una localización dada. Estas versiones alternativas son los alelos de ese gen en esa localización.

Aminoácidos: Los bloques constituyentes de las proteínas. El código genético especifica los aminoácidos en un sistema que relaciona una secuencia de tres bases de ADN con un único aminoácido.

Biota: La totalidad de las criaturas vivientes en una región o en un tiempo.

Característica adaptativa: Rasgo o propiedad que ayuda al organismo que posee ese rasgo a sobrevivir o reproducirse.

Carrera armamentista: Interacciones evolutivas, dentro de una especie o entre dos especies, en las que cada participante se va adaptando mejor como resultado de la interacción con el otro participante.

Célula diploide: Una célula que tiene dos versiones de cada cromosoma. Si el organismo es el resultado de la reproducción sexual, cada progenitor proporciona un cromosoma de cada par.

Célula haploide: Una célula que tiene únicamente un único conjunto de cromosomas.

Clado: Un linaje consistente en todo un grupo de especies y sus antepasados comunes.

Cromosoma: Una larga secuencia de genes unidos en moléculas de ADN construidas alrededor de proteínas de apoyo estructural. Los cromosomas están solo en organismos eucariotas. El número de cromosomas varía según la especie, pero todos los miembros (normales) de una especie dada tendrán el mismo número.

Eficacia biológica: Una medida de la probabilidad de que un organismo (un gen o un grupo) se reproduzca. La eficacia biológica comparativa tiene una importancia evolutiva particular: la historia evolutiva de una población dependerá de qué organismos (genes o grupos) lo hagan mejor que otros.

Especie: No hay ninguna definición de especie que esté fuera de toda controversia. La definición más usual es la del «concepto biológico de especie» que define a la especie como una población de organismos que se reproducen entre sí. Pero, cuando se trata de precisar esta definición, aparecen muchos problemas. Más aún, usando esta definición, ningún organismo asexual forma especies.

Etología: El estudio evolutivo del comportamiento animal en condiciones salvajes más que en condiciones inusuales, de laboratorio.

Eucariotas: Organismos compuestos por células eucariotas complejas. Cada célula tiene un núcleo discreto, junto a una maquinaria celular compleja entre las que suele haber mitocondrias y, en las plantas, cloroplastos. Se cree que las células eucariotas aparecieron a partir de la fusión evolutiva de organismos parecidos a bacterias. Las mitocondrias y los cloroplastos tuvieron bacterias libres como antepasados.

Fenotipo: La morfología, la fisiología y la conducta desarrolladas de un organismo. Contrasta con el genotipo: los genes que un organismo porta.

Gameto: Las células sexuales de un organismo (por ejemplo: esperma, óvulos, polen). Es haploide, al tener la mitad del número de cromosomas típicos de su especie, y se fusiona en la reproducción sexual con otro gameto para restablecer el conjunto completo de la especie.

Gen: Una secuencia de ADN. La definición exacta de gen sigue siendo controvertida, pero los genes son secuencias de ADN de algún tipo. El debate estriba tanto en si cada gen debe tener una función identificable, como en si las secuencias de ADN pueden ser de una longitud arbitraria y con límites arbitrarios.

Genoma: El conjunto total de genes que porta un organismo.

Genotipo: A menudo se usa como sinónimo de «genoma». Pero a veces se usa para especificar los genes que un organismo tiene en una región (o regiones) específica de un cromosoma.

Grupo monofilético: Un grupo que contiene: 1) una especie ancestral; 2) solo los descendientes de ese antepasado; y 3) todos los descendientes de ese antepasado.

Heredabilidad: Una medida de la probabilidad de que una descendencia comparta un rasgo que poseen sus progenitores (al menos en las versiones matemáticas de la teoría evolutiva). Un rasgo es heredable si el progenitor que tiene ese rasgo incrementa la probabilidad de que su descendencia también lo tenga.

Macroevolución: Una serie de cambios evolutivos en uno o más linajes de especies; linajes de especies normalmente extensos, muy duraderos.

Meiosis: La forma especial de división celular que genera células sexuales, cada una de las cuales tiene la mitad del número de cromosomas típico de las células de esa especie. Se diferencia de la división celular (asexual) estándar, mediante la cual las células hijas acaban con copias de todas las estructuras de la célula parental.

Microevolución: Cambios evolutivos dentro de una especie. El término a veces se usa para referirse a la evolución de una especie cuando da lugar a su descendiente(s) inmediato.

Mitocondria: Una estructura especial en las células eucariotas que genera energía para la célula y tiene su propio ADN. Este ADN es casi siempre heredado solo a través de la línea materna.

Mutación: Una secuencia nueva de ADN que se produce cuando se da un error en el proceso de copia de un gen (o de otro replicador), dando como resultado una diferencia entre el gen hijo y el modelo del que fue copiado. Las mutaciones son una fuente de nueva variación genética en la población. Si tienen efectos son en su mayoría negativos. Así que la selección ha hecho que el proceso de copia sea muy preciso. Pero los organismos tienen tantos genes que incluso una copia precisa todavía genera un número apreciable de mutaciones.

Procariotas: Organismos unicelulares, como las bacterias, sin núcleo o mitocondrias. Los procariotas son las formas de vida más simples y más antiguas. Existen dos grandes divisiones de procariotas: bacterias y arqueas. La división entre estos linajes es la bifurcación más antigua que sufrió el árbol de la vida.

Proteína: Una molécula muy larga constituida por cadenas de aminoácidos plegadas de formas extraordinariamente complejas.

Rasgo adaptativo: Un rasgo que ayuda a que un organismo que lo posee sobreviva o se reproduzca.

Replicador: Una estructura que hace que se hagan copias de sí mismo y que, en combinación con otros, construye a veces un vehículo de selección. Es la unidad de heredabilidad y de selección para Dawkins.

Selección de especies: Cualquier patrón en la supervivencia o en la extinción de las especies cuenta como una selección de especies, sea cual sea la causa de ese modelo. Si, por ejemplo, por cualquier razón, especies con tamaños pequeños de población tienen un mayor riesgo en episodios de extinción en masa, eso sirve como selección de especies.

Selección natural: El proceso por el cual la eficacia biológica superior en determinados rasgos hace que esos rasgos incrementen su frecuencia en la población.

Vehículo: Estructura construida por el desarrollo de combinaciones de genes. Un vehículo es el mediador en la reproducción de los genes responsables de su producción. Los ejemplos más claros de vehículos son los organismos individuales, pero puede haber otros, incluidos los grupos de organismos.

APÉNDICE

ESCALA DEL TIEMPO GEOLÓGICO

Era	Periodo	Época	Duración
Cenozoico	Cuaternario	Holoceno Pleistoceno	12.000 AP hasta el presente 1,8 maa - 12.000 AP
	Terciario	Plioceno Mioceno Oligoceno Eoceno Paleoceno	5-1,8 maa 23-5 maa 34-23 maa 56-34 maa 65-56 maa
Mesozoico	Cretácico Jurásico Triásico		145-65 maa 200-145 maa 251-200 maa
Paleozoico	Pérmico Carbonífero Devónico Silúrico Ordoviciense Cámbrico		299-251 maa 359-299 maa 416-359 maa 444-416 maa 488-444 maa 542-488 maa
Precámbrico	Varios		nivel inferior sin definir-542 maa

AP = antes del presente
maa = millones de años atrás
Todas las cifras son aproximadas

El espacio de tiempo desde el Cámbrico hasta el presente se conoce con el nombre del eón fanerozoico. El Precámbrico se divide también en eones, aunque sus límites no están definidos con mucha precisión. El eón proterozoico duró desde hace unos 2.500 millones de años hasta el inicio

del Cámbrico, hace unos 542 millones de años. Fue precedido por el eón arcaico, el cual empezó hace unos 3.800 millones de años, el cual fue precedido por el eón hádico, que se remonta hasta la formación de la Tierra, hace unos cuatro mil millones de años.

AGRADECIMIENTOS

Estoy en deuda con Peter Godfrey-Smith, Brett Calcott, Ben Jeffares, Jochen Brocks, Lindell Bromham y los demás miembros de Tempo and Mode por animarme a escribir esta segunda edición y por sus consejos mientras lo hacía. También me siento en deuda con Mike Hannah, Geoff Chambers, John Endler, Russel Gray, David Penny y especialmente con Chris Clowes por sus comentarios constructivos a la primera edición, comentarios que fueron mi guía mientras escribía la segunda versión. También me siento en deuda con un par de instituciones académicas: los programas de Filosofía de la Universidad Nacional Australiana y la Universidad Victoria de Wellington, mis dos hogares académicos que continúan siendo entornos amigables, civilizados y solidarios. Su apoyo hace posible mi trabajo.

Pablo Iglesias y Enric Juliana son personalidades extraordinariamente lúcidas y creativas y sin duda dos de los mejores conocedores del contexto político y social español actual. Pertenecientes a tradiciones intelectuales y políticas distintas, sus visiones se complementan en un diálogo que conforma una panorámica inédita sobre el pasado, el presente y el futuro de España.

Europa y la ola de cambios tecnológicos que se avecina, el sintomático giro italiano, la proyección latinoamericana, el futuro de la monarquía, la situación en Cataluña, el gobierno de las grandes ciudades, el PSOE y Podemos, la nueva competición en el seno de la derecha o el fortalecimiento del feminismo son algunos de los asuntos que estructuran este ambicioso retrato a dos manos de nuestro país.

Nudo España es una reflexión en profundidad sobre los desafíos y las oportunidades que tenemos por delante. En lugar de las tertulias apresuradas y bulliciosas a las que estamos tan acostumbrados, propone un modelo de debate inusual en España en el que no basta con enunciar ideas con vehemencia, sino que exige razonarlas y contrastarlas.

Adriana Royo

Falos y falacias

Existe un abismo entre cómo
nos gustaría vivir la sexualidad,
cómo la mostramos a los demás
y cómo la vivimos en realidad





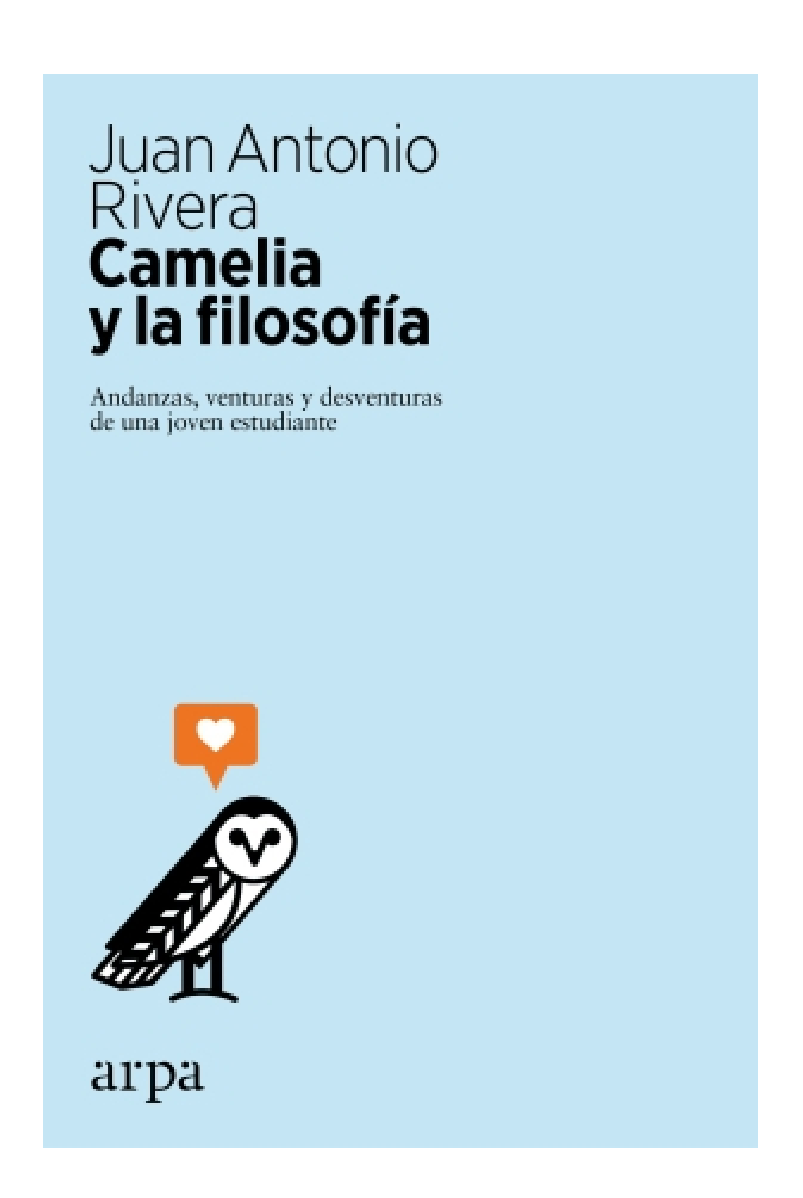
Falos y falacias

Royo, Adriana
9788416601943
195 P�ginas

[C�mpralo y empieza a leer]

Existe un abismo entre cómo creemos que deberíamos vivir la sexualidad, cómo la mostramos a los demás y cómo la vivimos en

realidad. Fingimos orgasmos,follamos por fardar, soñamos con los tríos que vemos en el porno, nos acomplejan nuestras pollas y nuestras tetas... Y sin embargo nunca hemoshecho tanto alarde de nuestra libertad y de nuestro placer. ¡Somos tan modernos!En esta sociedad narcisista, regida por el imperativo de la apariencia, el engaño es la moneda de cambio de los vínculos afectivos y, por supuesto, sexuales.Aterrados por la intimidad, el compromiso, el rechazo y la soledad, vendemos de nosotros mismos una imagen vacía y vanidosa, y cuando nos juntamos conotro para saciar nuestra ansiedad, voilà: nos hemos convertido en dos imágenes follando. La gran vanidad contemporánea.Con un aire fresco y desacomplejado, Adriana Royo, sexóloga y terapeuta, destapa todas las falsedades que construimos alrededor del sexo y de lasrelaciones afectivas. Confía que más allá del narcisismo, las máscaras y la superficialidad, un sexo sincero, íntimo y bien explorado puede ayudarnos areconciliarnos con nosotros mismos y con los demás.



Camelia y la filosofía

Rivera, Juan Antonio
9788416601646
362 P�ginas

C�mpralo y empieza a leer

Un relato fascinante sobre la iniciación de una joven al conocimiento de la Filosofía, escrito por Juan Antonio Rivera, autor de *Lo que*

Sócrates diría a Woody Allen (Premio Espasa de Ensayo 2003).

Camelia es una adolescente que, como tantas otras, está preocupada por su aspecto físico, pero más aún si cabe por el desarrollo de su inteligencia. Por suerte para ella, en las clases de Filosofía encuentra el alimento con el que aplacar su apetito de saber.

Entabla una singular correspondencia con su profesora de Filosofía en la que van apareciendo las cuestiones que a ella le interesan, o asombran, o incluso algunas de las que nada sabía hasta entonces: la felicidad y el papel que en ella juega el azar, la falta de voluntad y las cosas que no se pueden conseguir por más voluntad que se ponga, el gusto moral y el cuidado de sí misma, la inteligencia evolutiva y la importancia de la racionalidad en la vida individual y en la colectiva, las fuentes de la motivación, el libre albedrío y otros rompecabezas metafísicos.

De todas estas cosas habla Cam en las cartas que dirige a su profesora, pero también, cada vez más, de algunos de sus problemas personales y de un pasado enrevesado del que no logra desprenderse y que la persigue hasta las aulas.

De esta manera se va abriendo paso la trama, un híbrido entre ensayo y ficción novelesca, en que el primero nunca pierde su protagonismo sin por ello negar su sitio y su parte a la segunda.





Elogio de la duda

Camps, Victoria
9788416601202
180 P�ginas

[C�mpralo y empieza a leer]

Fue Bertrand Russell quien dijo que la filosofía es siempre un ejercicio de escepticismo. Aprender a dudar implica distanciarse de

lo dado y poner en cuestión los tópicos y los prejuicios, cuestionar lo incuestionable. No para rechazarlo sin más, sino para examinarlo, analizarlo, razonarlo y, por fin, decidir. Elogio de la duda recorre las vicisitudes de la duda a lo largo y ancho de la historia del pensamiento —desde sus páginas nos hablarán Platón, Aristóteles, Descartes, Spinoza, Hume, Montaigne, Nietzsche, Wittgenstein, Russell, Rawls y un largo etcétera de hombres que decidieron dudar — y lo hace de manera asequible a un público amplio, sin renuncia alguna al rigor y la profundidad de quien ha ejercido la docencia universitaria durante 30 años. "Anteponer la duda a la reacción visceral. Es lo que trato de defender en este libro: la actitud dubitativa, no como parálisis de la acción, sino como ejercicio de reflexión, de ponderar pros y contras…" "Lo que mantiene viva y despierta a la filosofía es precisamente la capacidad de dudar, de no dar por definitiva ninguna respuesta." "Dudar, en la línea de Montaigne, es dar un paso atrás, distanciarse de uno mismo, no ceder a la espontaneidad del primer impulso. Es una actitud reflexiva y prudente (…) la regla del intelecto que busca las respuesta más justa en cada caso." "La filosofía, el conocimiento, procede de personas que se equivocan. La sabiduría consiste en dudar de lo que uno cree saber."

un Estado catalán ser " moderno, republicano y más equitativo y eficaz " que el Estado español? ¿Puede contribuir la propuesta catalana a renovar, modernizar y democratizar el relato político español?

Un Estado es una herramienta, un conjunto de instituciones destinadas a legislar, gobernar y atender a los intereses y anhelos de sus ciudadanos. Como instrumento debe ser representativo, eficiente y democrático, y por lo tanto adaptativo e inequívocamente servidor de las opciones de bienestar y de identidad de los ciudadanos. El problema de España, hasta los unionistas lo admiten, ha sido y es su Estado, que, especialmente desde 2010, muchos catalanes ya no sienten como propio.

En este argumento se apoya el historiador y político Ferran Mascarell para presentar su propuesta: construir un pacto cívico entre iguales y desde la libertad de cada uno y generar un nuevo e ingente caudal de energía social positiva. Nada, excepto la cerrazón política de las élites estatales, nos impide desplegar un ejemplo de buena vecindad, prosperidad y justicia social a españoles y catalanes. Rompamos con esa concepción de la política y establezcamos la alianza de fraternidad, cooperación y solidaridad que los ciudadanos desean en beneficio de todos.

Desdramaticemos. La propuesta catalana permitirá a España refundarse, renovar, modernizar y democratizar su propio relato político de futuro. España necesita su mutación particular. Si una mayoría de catalanes intenta imaginar e impulsar un Estado propio, moderno y republicano, los españoles deben asimismo proyectar cómo quieren que sea su Estado en los años por venir.

El proyecto de un Estado catalán no solo es bueno para Cataluña, defiende Mascarell, lo es también para España: dos Estados democráticos y eficientes son incomparablemente mejor que el Estado único y heroico, ineficiente y de baja calidad democrática que tenemos hoy.